



Mémoire de stage

Présenté pour l'obtention du diplôme d'ingénieur agronome, spécialisation Inter-Agro Protection des Plantes et Environnement

Variations saisonnières des populations de la tenthrède *Cibdela janthina* (Hymenoptera : Argidae) en fonction de l'altitude à l'île de La Réunion

Par

Alexandre MATHIEU

École de rattachement : Montpellier SupAgro

**Stage réalisé à : UMR PVBMT
Pôle de Protection des Plantes (3P)
7, chemin de l'IRAT, Ligne Paradis
97410 Saint-Pierre, Île de La Réunion**

**Sous la Direction de :
Frédéric CHIROLEU, Dr
Serge QUILICI, HDR
Olivier FLORÈS, MCF**

Soutenu le 28 septembre 2011 à Montpellier, devant le jury composé de :

**Président : Manuel PLANTEGENEST
Membres : Elena KAZAKOU
Thomas LE BOURGEOIS
Marie-Laure NAVAS**



RÉSUMÉ – ABSTRACT

La tenthrède *Cibdela janthina* Klug (Hymenoptera : Argidae), originaire du Sud-Est asiatique a été sélectionnée et relâchée en 2008 à La Réunion (Océan Indien), comme agent de lutte biologique contre la vigne marronne *Rubus alceifolius* Poiret (Rosaceae), une espèce exotique envahissante. Elle s'est dispersée sur l'île depuis les points de lâchers dans les zones de basse altitude où elle a conduit l'éradication de près de 20% des massifs de vigne marronne et commence à gagner du terrain en altitude. Cette étude a pour objectif de déterminer comment les variations saisonnières de température en altitude influencent la structure et l'évolution des populations de la tenthrède ainsi que l'évolution de son impact sur les massifs de *R. alceifolius*. Des relevés de biomasse, de caractérisation de la défoliation ainsi que des comptages des différents stades du cycle de vie de l'insecte ont été effectués selon deux gradient altitudinaux à deux saisons, en avril et en juillet 2011. Des ANOVA sont appliquées à ces données pour tenter de déterminer l'influence des fluctuations saisonnières de la température, de l'altitude et de l'abondance de l'insecte sur la dynamique de colonisation en altitude. Ces analyses révèlent sur les deux zones d'étude que *C. janthina* est encore en phase de pullulation et de colonisation en dessous de 1300 m d'altitude et que, durant l'hiver austral, ses populations larvaires ne peuvent pas s'établir de façon permanente aux altitudes supérieures, malgré une forte capacité de dispersion des adultes.

Mots-clés : Dynamique des populations, interaction insecte – plante, *Cibdela janthina*, lutte biologique, variations saisonnières

The sawfly *Cibdela janthina* Klug (Hymenoptera : Argidae) native to the South-East of Asia has been selected and released in 2008 in La Réunion Island (Indian Ocean) to control the invasive weed *Rubus alceifolius* Poiret (Rosaceae). It has dispersed on the island from the release points at low altitude, where it has already eradicated 20% of the weed thickets, and is currently moving to higher altitudes. The aim of this study is to determine the influence of seasonal variations of temperature on the population structure and dynamic of the sawfly and on the impact on the giant bramble thickets in elevational gradients. Biomass samples, signs of defoliation and counts of the different stages of the biological agent were made along two elevational gradients at two seasons, in April and in July 2011. Sequential analysis of variance (ANOVA) have been performed on this data in order to determine what are the effects of seasonal fluctuations of temperature and density of the sawfly at each altitude on the dispersal dynamic in altitude. This analysis shows that on the two elevational gradients *C. janthina* is in an outbreak phase and is still colonising the bramble thickets under 1300 m. In austral winter, larvae could not be well established above, despite of a good prospecting capacity of females.

Key words : Population dynamic, plant-insect interaction, *Cibdela janthina*, biocontrol of weed, seasonal variations

AUTORISATION DE DIFFUSION DU MÉMOIRE

1. Identification du rapport et de l'auteur.

Nom et Prénom de l'auteur : **MATHIEU Alexandre**

Titre du mémoire : **Variations saisonnières des populations de la tenthrède *Cibdela janthina* (Hymenoptera : Argidae) en fonction de l'altitude à l'île de La Réunion**

Ecole d'inscription : **Montpellier SupAgro**

2. Autorisation de diffusion par l'auteur.

Par la présente, je déclare être titulaire du droit d'auteur pour le mémoire mentionné ci-dessus. J'autorise sans limitation de temps la Bibliothèque à diffuser ce mémoire dans un format électronique adapté et à effectuer toutes éventuelles modifications techniques nécessaires à une amélioration de la diffusion (modification du format). Si ce mémoire est confidentiel, la confidentialité sera respectée dans les mêmes conditions pour les exemplaires électroniques que pour les exemplaires papiers.

Signature de l'Auteur :



Date : 28/09/2011

3. Autorisation de diffusion par le Maître de stage.

J'autorise par la présente l'auteur à diffuser le mémoire mentionné ci-dessus :

Intranet	OUI	NON	Prêt	OUI	NON
Internet	OUI	NON	Prêt entre bibliothèques	OUI	NON
Après une période de confidentialité	OUI	NON	Résumé diffusable ultérieurement	OUI	NON
Consultation en bibliothèque	OUI	NON	Reproduction	OUI	NON

Signature du Maître de stage :



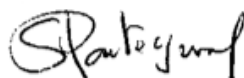
Date : 28/09/2011

4. Autorisation de diffusion par l'enseignant tuteur.

J'autorise par la présente l'auteur à diffuser le mémoire mentionné ci-dessus :

Intranet	OUI	NON	Prêt	OUI	NON
Internet	OUI	NON	Prêt entre bibliothèques	OUI	NON
Après une période de confidentialité	OUI	NON	Résumé diffusable ultérieurement	OUI	NON
Consultation en bibliothèque	OUI	NON	Reproduction	OUI	NON

Signature du tuteur enseignant :



Date : 28/09/2011

CONCLUSION:

Confidentialité absolue : ☒ OUI ☐

NON ☐

Durée exigée : à définir ultérieurement

Le responsable de la spécialisation d'ingénieur agronome PPE, Professeur Serge KREITER



REMERCIEMENTS

Merci à Frédéric CHIROLEU, Serge QUILICI et Olivier FLORES pour m'avoir intégré à ce projet, pour m'avoir accordé leur confiance et pour le temps qu'ils m'ont accordé.

Merci à Bernard REYNAUD pour m'avoir accueilli à nouveau 6 mois de plus au sein du Pôle de Protection des Plantes.

Merci aux techniciens Serge GLÉNAC et Jim PAYET, aux VCAT Chloé SCHMIDT, Thomas FRANÇOIS et Claire DUFOURD et à Serge QUILICI pour m'avoir aidé sur le terrain, sous la pluie, le froid et les attaques de moustiques et de fourmis.

Merci à Cécile PERSON et à Morgen ATIAMA pour m'avoir accompagné sur le terrain, contraints et un peu forcés.

Merci enfin à ma douzaine de colocataires du Cirad pour m'avoir fait vivre des moments inoubliables durant ce 2^{ème} séjour à La Réunion. Merci à eux pour m'avoir soutenu dans les moments les plus difficiles de la vie de ma voiture et pour avoir su apprécier ma cuisine française à la créole.

SOMMAIRE

INTRODUCTION.....	6
REVUE BIBLIOGRAPHIQUE.....	9
1. La lutte biologique contre <i>Rubus alceifolius</i> à La Réunion.....	9
2. Éléments de biologie de <i>Rubus alceifolius</i>	11
3. Éléments de biologie de <i>Cibdela janthina</i>	13
MATÉRIEL ET MÉTHODES.....	17
1. Zones d'étude.....	17
2. Méthode d'échantillonnage.....	17
3. Paramètres biologiques étudiés.....	19
<i>Impact des larves sur la vigne marronne</i>	19
<i>Variations des populations de Cibdela janthina</i>	21
4. Analyses statistiques.....	21
RÉSULTATS.....	23
1. Influence de <i>Cibdela janthina</i> sur la mortalité des massifs.....	23
2. Influence de <i>Cibdela janthina</i> sur la production foliaire.....	23
3. Variations altitudinales des stades de <i>Cibdela janthina</i>	27
DISCUSSION.....	29
1. Dynamique de dispersion spatio-temporelle de <i>Cibdela janthina</i>	29
2. Effet de la saison sur les populations de <i>Cibdela janthina</i>	30
3. Interactions entre <i>Cibdela janthina</i> et <i>Rubus alceifolius</i>	30

CONCLUSION ET PERSPECTIVES.....	33
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	35
1. Publications.....	35
2. Sites internet.....	38
TABLE DES FIGURES ET TABLEAUX.....	39
1. Figures.....	39
2. Tableaux.....	39
TABLE DES ANNEXES.....	40

INTRODUCTION

Au sein des écosystèmes, les populations végétales comme animales connaissent des fluctuations d'abondance liées à la disparition (mortalité, émigration), et à l'apparition (reproduction, immigration) de nouveaux individus (Mc Arthur & Wilson, 1967). La dynamique des populations, discipline majeure de l'écologie, s'attache à identifier et comprendre les facteurs responsables de ces fluctuations. Le rôle de l'abondance des ressources disponibles, l'impact des organismes antagonistes, les déterminants des processus de migration et de dispersion sont ainsi étudiés pour mesurer leur impact respectif sur les variations de densité des populations. Si la compréhension des facteurs responsables des fluctuations de densité de population est particulièrement cruciale en protection des cultures, elle trouve également sa place dans le domaine de la lutte contre les espèces végétales ou animales envahissantes.

Les plantes invasives sont aujourd'hui considérées comme une des menaces les plus importantes pour la conservation d'espèces natives, de communautés et d'écosystèmes (Lodge 1993a, 1993b). En éliminant des espèces endémiques, en modifiant les processus écosystémiques ou en causant des dommages à la production agricole, elles peuvent représenter un danger aussi bien pour les écosystèmes naturels que pour les agrosystèmes.

Face à cela, plusieurs moyens de lutte sont envisageables. Les luttes chimique et mécanique, utilisées à grande échelle dès la moitié du XX^{ème} siècle, ont montré leurs limites. La prise de conscience de cette inefficacité sur le long terme a conduit à développer la lutte biologique contre les plantes invasives par l'utilisation d'agents de lutte sélectifs (insectes phytophages ou foreurs, pathogènes, etc).

Plusieurs facteurs intrinsèques peuvent accroître le potentiel invasif d'une plante. Les facteurs phénotypiques, comme une plasticité morphologique et une capacité d'occupation rapide de l'espace ainsi que des facteurs génétiques (apomixie, polyploïdie, hybridation) augmentent la valeur sélective d'une espèce envahissante. L'absence de résistance biotique peut conduire aussi à modifier les traits de vie de la plante, qui transfère la part énergétique normalement allouée à la défense vers la croissance et la reproduction (Blossey & Nötzold, 1995). Dans un contexte insulaire, l'invasibilité des plantes exotiques peut également être favorisée par l'absence d'ennemis naturels.

La Réunion (21°06S, 55°36E, 2 512 km²), qui appartient avec Maurice et Rodrigues à l'archipel des Mascareignes (Océan Indien), présente un intérêt majeur en terme de conservation puisqu'environ 30% de la végétation indigène y est encore intacte (Strasberg *et al.*, 2005). Sur cette île, qui est l'un des 25 « hotspots » de biodiversité recensés dans le monde (Myers *et al.*, 2000), plus de 2000 espèces de plantes ont été introduites dont 62 sont considérées comme envahissantes. Considérée comme l'une des plantes exotiques les plus invasives sur l'île (Lavergne, 1978 ; McDonald *et al.*, 1991), la vigne marronne *Rubus alceifolius* Poir. (Rosaceae) pousse principalement dans un environnement humide, de 500 à 1700 m d'altitude sur la côte Ouest et de 0 à 1600 m sur la côte Est. Elle envahit les forêts et les bords de champs, menaçant le développement d'espèces indigènes et endémiques et par conséquent la biodiversité de l'île (Baret *et al.*, 2005 ; 2008).

Aussi, en 1997, à la demande du Conseil Général de La Réunion, un vaste programme de lutte biologique contre la vigne marronne a-t-il été initié. L'étude approfondie des traits de biologie de la ronce et l'étude de potentiels agents de lutte biologique ont ainsi abouti à l'introduction en 2008 de la tenthrède *Cibdela janthina* Klug (Argidae). L'action des larves de cet Hyménoptère a permis la défoliation de nombreux massifs de *R. alceifolius* et la disparition de près de 20% de la surface occupée par la plante sur l'île (étude en cours). Malgré un développement rapide et un fort impact sur la plante à basse altitude (les « Bas »), sa dispersion et son impact semblent ralentir, voire stagner en altitude (les « Hauts »). Or, la richesse des communautés d'espèces ligneuses indigènes de La Réunion ainsi que le taux d'endémisme de la flore augmentent avec l'altitude (Tassin *et al.*, 2004). Si, à La Réunion, le gradient altitudinal de végétation est structuré selon cinq étages originels (Rivals, 1952 ; Cadet, 1977), c'est l'étage de la forêt pluviale de montagne (série mésotherme hygrophile) qui pourrait être menacé par le développement de *R. alceifolius*. En effet, cet étage, de 800 à 2000 m d'altitude, présente un fort taux d'endémisme dans les forêts humides, et renferme entre autres des espèces emblématiques de La Réunion, comme le Pimpin, *Pandanus montanus* Bory, ou le Tamarin des Hauts *Acacia heterophylla* Willd. Dans ces milieux plutôt fermés, *R. alceifolius* adopte un port lianescent qui étouffe cette végétation et la remplace progressivement (Baret, 2002 ; Baret *et al.*, 2005 ; Tassin, 2002).

Le degré d'élimination de cette espèce invasive à haute altitude dépend d'interactions « insecte – plante » régulées par des facteurs abiotiques et biotiques. La prédiction de l'évolution du couple *C. janthina* – *R. alceifolius* en altitude permettrait de déterminer si oui ou non *R. alceifolius* se maintiendra dans les Hauts à terme. Éventuellement, un autre moyen de lutte pourrait même être envisagé afin d'éliminer la plante à ces altitudes. Cette prédiction passe par la construction d'un modèle de dynamique saisonnière de l'agent de lutte biologique et de son impact sur la peste végétale. Afin de construire celui-ci, des observations sur le terrain et une approche expérimentale sont nécessaires.

La présente étude, qui constitue une première approche du sujet, s'intéresse principalement aux variations saisonnières de l'abondance des différents stades visibles de l'insecte (œufs, larves et adultes). La mesure de paramètres liées à la plante (masse, défoliation, etc.) permet en outre de comparer l'influence des facteurs biotiques (phytophagie par les larves) et de facteurs abiotiques (essentiellement le différentiel de température entre les saisons et les altitudes). Deux transects ont été choisis en fonction de leurs différences climatiques et de leur situation par rapport à la colonisation par *C. janthina*. Sur chacun, cinq sites échelonnés entre 650 m et 1500 m dans le Sud et entre 800 m et 1600 m dans l'Est ont été sélectionnés. Cette étude a donc été menée sur ces sites à deux saisons en avril-mai (fin de l'été austral) et juillet-août (hiver austral).

Ce travail constitue la première étude quantitative réalisée sur le terrain sur la dynamique de population de *C. janthina* dans les Hauts de l'île. Dans une première approche descriptive, elle vise donc à collecter des données pouvant permettre de comprendre les interactions entre la plante et l'insecte. Les données permettront d'envisager la calibration d'un modèle de dynamique des populations de *C. janthina* en altitude.

Cette étude de terrain répond à deux objectifs. Le premier est de quantifier les variations saisonnières des populations de *C. janthina* à différentes altitudes dans les Hauts de l'île. Le second est de collecter des éléments qui témoignent de l'impact de la consommation larvaire sur les massifs de *R. alceifolius* à ces mêmes altitudes.

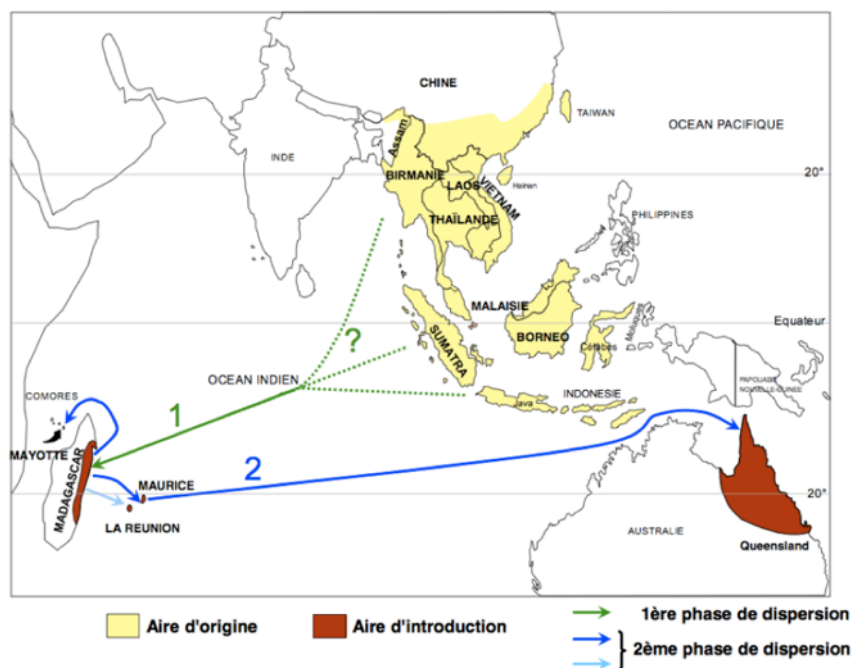


Figure 1. Carte de distribution mondiale de *Rubus alceifolius* Poiret. © L. Amsellem, Cirad



Figure 2. Les deux agents potentiels de lutte biologique contre *Rubus alceifolius*. (a) Le charançon *Alcidodes* sp. (Coleoptera : Curculionidae) (Photo : R. Desmier de Chenon) et (b) la tenthrède *Cibdela janthina* (Hymenoptera : Argidae) (Photo : A. Mathieu)

REVUE BIBLIOGRAPHIQUE

1. LA LUTTE BIOLOGIQUE CONTRE *RUBUS ALCEIFOLIUS* À LA RÉUNION

Rubus alceifolius Poir. (Rosaceae) a été introduit sur l'île au milieu du XIX^e siècle. Sans ennemis naturels pour le réguler et avec des conditions climatiques favorables pour pousser, *R. alceifolius* s'est développé de manière anarchique, au détriment notamment de la végétation indigène (Baret *et al.*, 2005; 2008), envahissant bords de champs, friches, ravines, ouvertures forestières, forêts dégradées, etc. (Baret *et al.*, 2007).

Elle est ainsi devenue l'espèce végétale exotique la plus envahissante, et représente une menace majeure pour la biodiversité des forêts réunionnaises (Lavergne, 1978 ; McDonald *et al.*, 1991). Les coûts des luttes mécanique et chimique, mises en place par l'ONF, ont conduit les autorités à rechercher une solution plus durable et à s'orienter vers la lutte biologique. La lutte contre cette espèce nuisible à la Réunion a d'ailleurs été rendue obligatoire par l'arrêté national du 31 juillet 2000 (Annexe B).

En 1997, à la demande du Conseil Régional de La Réunion, un projet de recherche sur la lutte biologique contre la vigne marronne est lancé. Celui-ci porte sur trois axes : l'étude de la diversité génétique de *R. alceifolius*, ses mécanismes d'invasion à La Réunion et la recherche et l'étude d'agents de lutte biologique potentiels. La réalisation des études scientifiques est confiée au Cirad (UMR PVBMT). Deux thèses sont effectuées sur la peste végétale (Amsellem, 2000 ; Baret 2002).

Dans un premier temps, une étude a été consacrée à la comparaison de traits biologiques de la plante entre son aire d'origine et La Réunion. L'espèce présente peu de diversité génétique sur l'île où elle est clonale, ce qui est favorable à une lutte efficace (Amsellem *et al.*, 2000). Originaire du Sud-Est asiatique, elle aurait été introduite à Madagascar où elle se serait hybridée avec une espèce locale très proche, *Rubus roridus* Lindl. (Fig. 1). Cet hybride aurait par la suite colonisé les îles des Mascareignes dont La Réunion (Amsellem *et al.*, 2001).

Une seconde étude a porté sur les mécanismes d'invasion de la plante sur l'île. Cette étude écologique et biologique de *R. alceifolius* montre qu'elle possède à La Réunion une plus grande vigueur que dans son aire d'origine. La vigne marronne se reproduit par graines sans fécondation jusqu'à 1100 m d'altitude et de façon végétative jusqu'à sa limite altitudinale voisine de 1700 m (Baret, 2002).

Des campagnes de prospection furent ensuite menées en Asie du Sud-Est afin de collecter de potentiels agents de lutte biologique. Les prospections en Chine, en Thaïlande, au Vietnam, au Laos et en Indonésie ont permis d'inventorier 3 pathogènes et 46 insectes phytophages. Seuls deux insectes, un charançon *Alcidodes* sp. (Coleoptera : Curculionidae) et la tenthrède *Cibdela janthina* (Hymenoptera : Argidae) furent ainsi sélectionnés (Fig. 2).

Tableau 1. Les espèces du genre *Rubus* à La Réunion (d'après Friedmann, 1997).

Sous-genre	Espèce	Indigénat (Source : CBNM*)
<i>Malachobatus</i>	<i>R. alceifolius</i> Poir.	N
	<i>R. idaeus</i> L.	C
	<i>R. apetalus</i> var. <i>apetalus</i> Poir.	I
<i>Idaeobatus</i>	<i>R. apetalus</i> var. <i>glaber</i> (Cord.) F.	E
	<i>R. fraxinifolius</i> Poir.	N, C
	<i>R. rosifolius</i> Sm.	N

* Conservatoire Botanique National de Mascarin

C : cultivé, E : endémique, I : indigène, N : naturalisé.

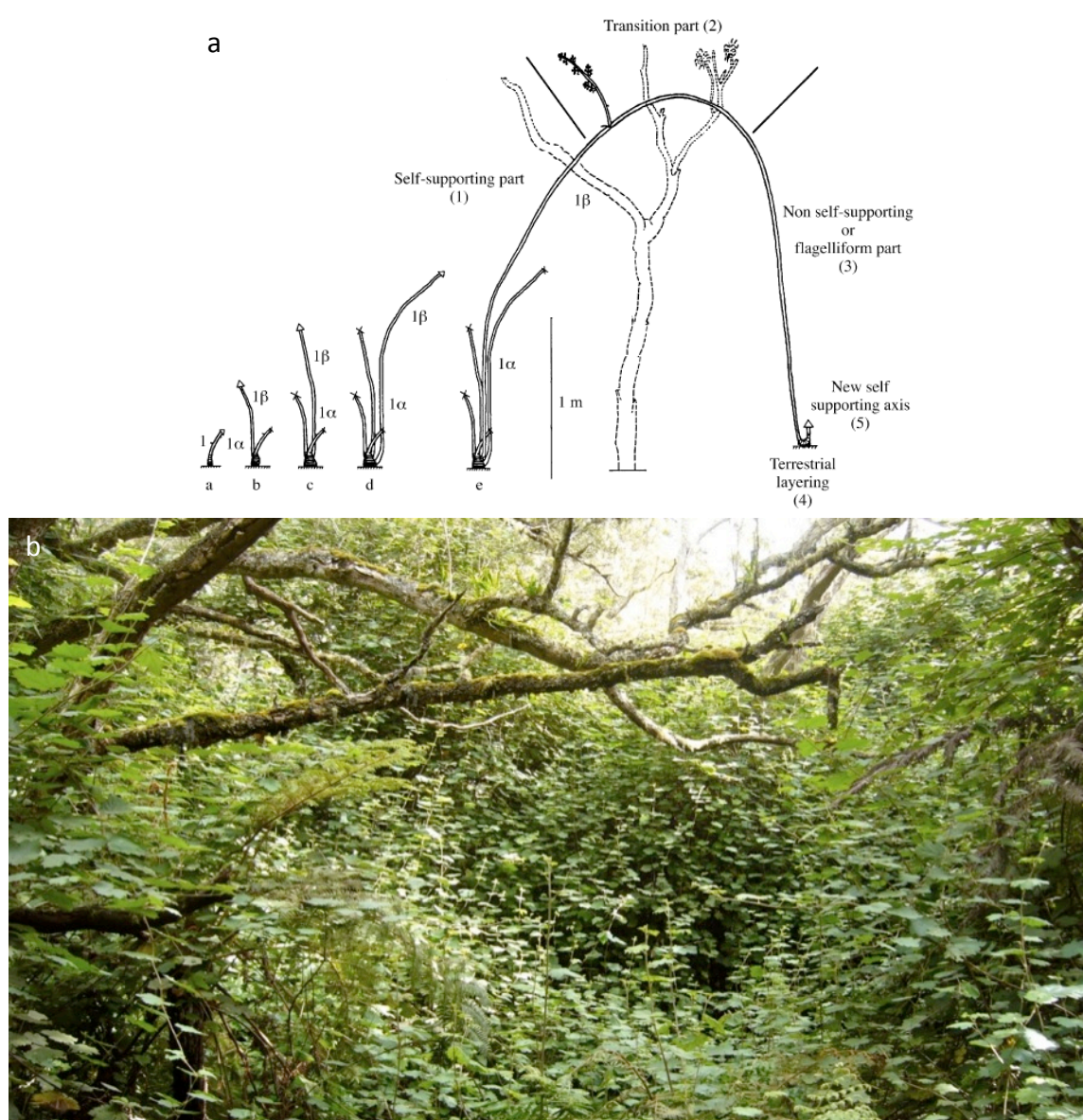


Figure 3. (a) Séquence de développement de *Rubus alceifolius*, d'après Baret *et al.*, 2003. (b) Forêt primaire à Tamarin des Hauts (*Acacia heterophylla* Willd.) envahie par *R. alceifolius*, à La Roche Écrite à 1400 m d'altitude. Photos : A. Mathieu.

L'étude du cycle de vie du charançon a été effectuée à La Réunion (Gard, 2005), tandis que celle de la tenthrède l'a été à Sumatra en Indonésie (Le Bourgeois *et al.*, non publié) et à La Réunion (Gard, 2005 ; Mathieu *et al.*, non publié, voir Annexe 1).

Finalement, le choix s'est porté sur cette dernière et ses traits de vie ont été étudiés plus précisément, notamment son impact et sa spécificité alimentaire. A cet égard, 41 espèces végétales d'intérêt agricole, horticole ou patrimonial ont été testées (Gard, 2005).

Après avis favorable du CSRPN (Conseil Scientifique Régional du Patrimoine Naturel), la tenthrède a donc été introduite en 2007 en vue d'étude d'acclimatation en serre « insect-proof ». Une population de base a été constituée et s'est multipliée, permettant d'alimenter en individus les futurs lâchers en milieu naturel. Deux lâchers ont été effectués dans l'Est de l'île à Bois Blanc (février 2008) et au pont de la Rivière de l'Est (octobre 2007). Entre 2008 et 2010, le Cirad a ensuite suivi et étudié la dynamique de dispersion de l'insecte et son impact sur la peste végétale. La cartographie et la modélisation de cette dynamique spatio-temporelle entre les points de lâchers initiaux et les fronts de dispersion a permis d'établir qu'en moins de 3 ans, près de 800 ha sur les 4000 ha (soit 20 %) de vigne marronne ont totalement disparu à La Réunion (Annexe 2).

2. ÉLÉMENTS DE BIOLOGIE DE *RUBUS ALCEIFOLIUS*

Il existe à La Réunion 5 espèces appartenant au genre *Rubus* (Friedmann, 1997) (Tab. 1). L'une est indigène et présente 2 variétés dont l'une est indigène (*R. apetalus* var. *apetalus*) et l'autre endémique de La Réunion (*R. apetalus* var. *glaber*). Trois autres espèces sont exotiques et naturalisées (*R. fraxinifolius*, *R. rosifolius*, *R. alceifolius*), alors que la cinquième espèce, le framboisier (*R. idaeus*) a été introduit récemment et est cultivé à Cilaos. Parmi les exotiques, seul *R. alceifolius* possède une forte invasibilité.

Rubus alceifolius Poir. appartient au sous-genre *Malachobatus*, qui comprend environ 80 espèces asiatiques tropicales et subtropicales. C'est un arbuste sarmenteux, dont les tiges sont arquées ou grimpantes; devenant lianescentes, elles peuvent mesurer jusqu'à 15 m de long (Van Thuan, 1970 ; Kalkmann, 1993 ; Friedmann, 1997 ; Baret, 1999). Il s'agit d'une plante pluriannuelle vivace, capable de se multiplier végétativement par marcottage (Kleinschmidt & Johnson, 1977 ; Cadet, 1977), rejets de souche (Baret, 1999) et bouturage (Soulères, 1991 ; Le Bourgeois, 1998). Baret *et al.* (2004) décrivent un fort pouvoir de production de fleurs, de fruits et de graines en zone de basse altitude (30 – 80 fruits / m²), tandis qu'aucune production n'a été observée au-dessus de 1100 m d'altitude à La Réunion. En effet, il a été trouvé que la production de ces structures de reproduction est corrélée négativement avec l'élévation en altitude. Les bourgeons floraux apparaissent au cours de l'été dans les Bas et la fructification s'opère trois mois après.

Tandis que dans son aire d'origine, *R. alceifolius* est clairsemé; à La Réunion, elle colonise tous les milieux ouverts où règne une humidité suffisante : les forêts humides de l'Est (Quere, 1990 ; Sigala & Lavergne, 1996), les terres en déprise agricole, les ouvertures forestières, les bords des ravines, les éboulis au pied des remparts (Lavergne, 1978 ; Cadet, 1977 ; McDonald *et al.*, 1991) et les coulées volcaniques de la côte Est (Strasberg, 1995).

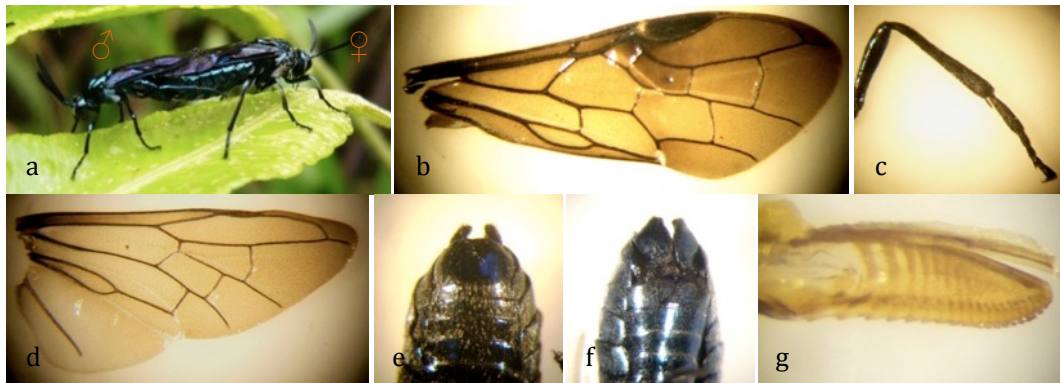


Figure 4. Éléments d'anatomie des adultes de *Cibdela janthina* : (a) Accouplement. (b) Aile antérieure. (c) Patte postérieure. (d) Aile postérieure. (e) Abdomen du mâle. (f) Abdomen de la femelle. (g) Scie de l'ovipositeur. Photos : A. Mathieu



Figure 5. Les stades de développement de *Cibdela janthina*. De gauche à droite et de bas en haut : femelles pondant sur *R. fraxinifolius* et *R. alceifolius* ; œuf inséré dans une nervure ; L1 à l'émergence ; L1 vs L7 sur *R. fraxinifolius* ; comportement de grégarisme, ici des L7 ; cocon ; pré-nymphe ; nymphe. Photos : A. Mathieu.

L'architecture de la plante varie selon la densité du milieu, avec un port buissonnant en milieux ouverts et un port plus lianescent lui permettant d'atteindre la canopée en milieu arboré (Baret, 1999 ; Baret, 2002 ; Baret *et al.*, 2003a) (Fig. 3).

Le développement des axes mis en place par une souche s'effectue selon le processus suivant (Baret *et al.*, 2003a) : l'axe passe d'abord par une phase de développement vertical avant de se courber progressivement pour se marcotter ensuite au niveau de son extrémité apicale. C'est au niveau de la zone de courbure que se mettent en place les axes florifères (Baret *et al.*, 2003b).

3. ÉLÉMENTS DE BIOLOGIE DE *CIBDELA JANTHINA*

La tenthrède *C. janthina*, appelée aussi « mouche bleue » à La Réunion, appartient à la famille des Argidae (Ordre : Hymenoptera, Sous-ordre : Symphyta, Super-famille : Tenthredinoidea). Originaire du Sud-Est asiatique (Klug, 1834 ; Konow, 1898), elle n'est guère connue dans la littérature que par la description du stade adulte (Saini & Thind, 1989) (Fig. 4 et 5).

Dans le cadre du programme de lutte biologique contre la vigne marronne, *C. janthina* a fait l'objet d'études à Sumatra (Indonésie) à l'IOPRI (Indonesian Oil Palm Research Institute) (Le Bourgeois *et al.*, non publié) et à La Réunion au CIRAD (Pôle de Protection des Plantes). Les éléments de biologie présentés ci-dessous sont issus des travaux réalisés à Sumatra par R. Desmier de Chenon et T. Le Bourgeois ou de nos propres travaux à La Réunion.

Originaire de régions tropicales, *Cibdela janthina* apprécie particulièrement les biotopes où règne une forte humidité. L'espèce n'entre pas en diapause et produit une descendance tout au long de l'année, avec jusqu'à 6 générations par an (espèce multivoltine). Dans son aire d'origine, ses populations sont principalement régulées par le parasitoïde *Proterops borneoensis* Szepilgeti (Braconidae: Ichneutinae) (van Achterberg & Desmier de Chenon, 2009).

Les adultes sont reconnaissables par leur couleur bleu métallique. Les femelles et les mâles mesurent respectivement $10,1 \pm 0,2$ (1 SE) et $7,7 \pm 0,1$ mm de longueur pour un poids de $48,9 \pm 1,4$ et $14,7 \pm 0,6$ mg. La femelle est caractérisée par un ovipositeur en forme de scie (Fig. 4) qui lui permet d'inciser les nervures sur la face inférieure des feuilles, dans lesquelles elle insère ses œufs (Goulet & Huber, 1993), de la périphérie du limbe vers le pétiole. La longévité des adultes est de 10,7 jours en moyenne à 25°C, quelque soit le sexe. L'accouplement peut avoir lieu à tout moment de la journée (obs. pers.). Les femelles, qui semblent avoir une forte capacité de dispersion, peuvent dépasser la vitesse de 5 km.h⁻¹.

La fécondité potentielle est d'environ 60 œufs (Le Bourgeois *et al.*, non publié). Les œufs sont déposés par paquet de 10 environ (1 – 20 œufs). De forme ovoïde et translucide, ils deviennent jaune pâle à l'éclosion. Leur taille augmente de manière significative au cours de leur développement (obs. pers.).

Les larves néonates, éruciformes et de couleur blanche, ne présentent pas d'ornementations. Juste après l'éclosion ou la mue, la capsule céphalique se sclérifie en quelques minutes et devient brun foncé.

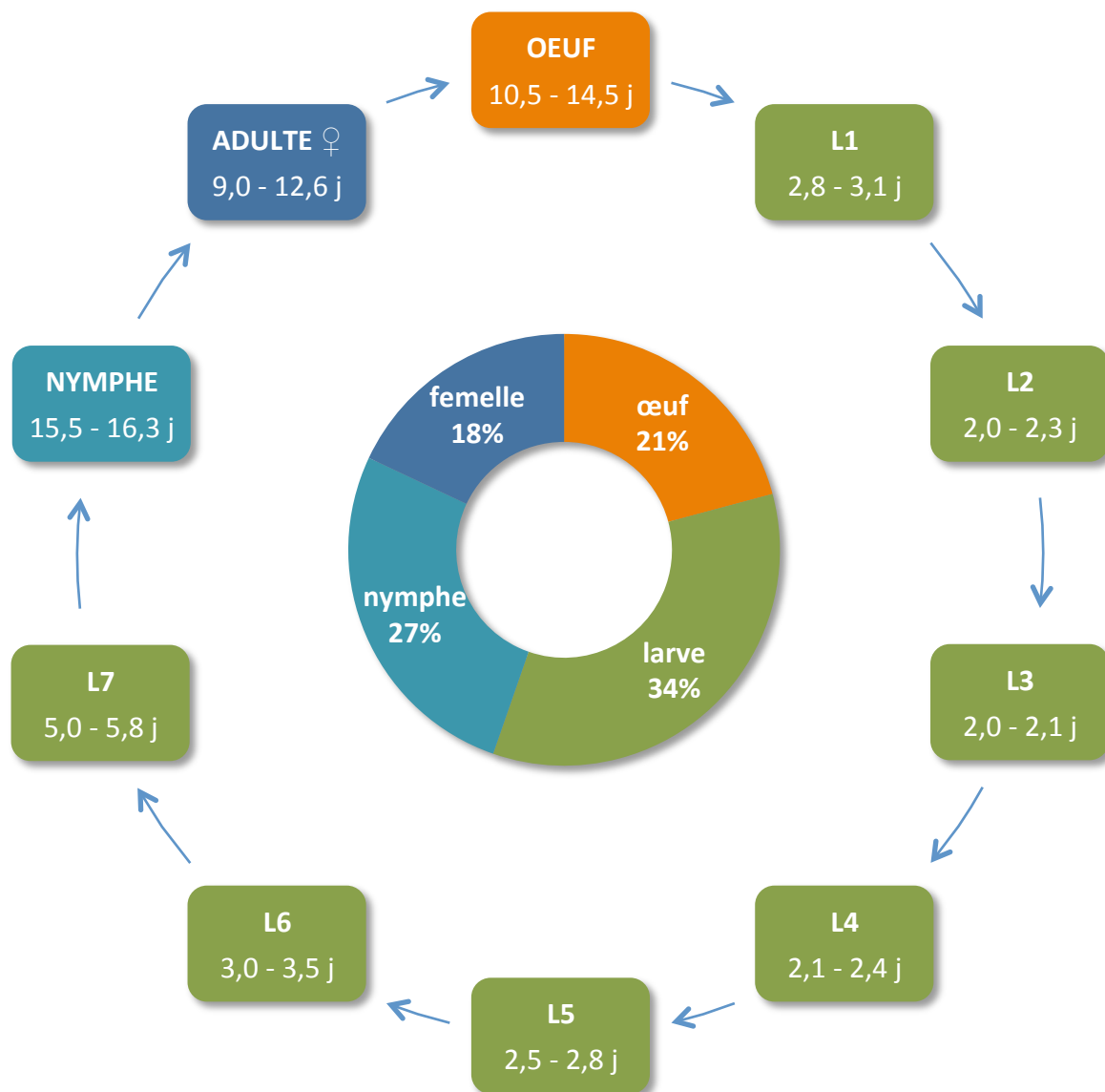


Figure 6. Cycle biologique de *Cibdela janthina* et durée des différents stades à $25 \pm 1^\circ\text{C}$, $85 \pm 10\%$ H.R. et 12L : 12D h de photopériode. Les valeurs représentent l'intervalle de confiance à 95%. Le pourcentage moyen des durées de chaque stade, par rapport au cycle complet (de l'œuf à l'œuf), est indiqué dans l'anneau central. D'après Mathieu *et al.*, 2010 ; non publié.

Les larves deviennent grises, légèrement translucides et brillantes. Les pattes thoraciques sont brunes à leurs extrémités et les fausses-pattes, non fonctionnelles, sont blanches. Au 4^{ème} stade larvaire, les segments thoraciques et abdominaux sont ornés de petits tubercules alignés qui deviennent de plus en plus nombreux aux stades larvaires suivants. Des nuances de rose et de violet peuvent apparaître au dernier stade.

Les larves sont grégaires et défolient une tige de manière systématique avec un mouvement descendant le long de celle-ci. Lorsque la ressource foliaire devient rare du fait d'une forte densité de larves, celles-ci peuvent remonter les tiges. Des larves aux derniers stades sont souvent présentes sous les feuilles à l'apex des tiges.

L'évolution des stades larvaires a fait l'objet d'une étude approfondie en 2010 lors de mon stage de césure (Fig. 6 et Annexe 1). Des mesures de la largeur de la capsule céphalique ont été menées afin de pouvoir déterminer sur le terrain ou au laboratoire le stade des larves (7 stades larvaires, que nous noterons par la suite L1 à L7). La consommation des différents stades sur feuilles de vigne marronne a également été étudiée à 25°C ainsi que la survie et la durée de développement des larves à 15, 20, 25, 30 et 35°C.

Ces études ont montré que la température joue un rôle non négligeable dans le sexe ratio des adultes. Par ailleurs, il a été observé qu'elle influe également sur le nombre de stades larvaires. Esperk *et al.* (2007) signalent que le nombre de stades larvaires chez les Argidae est variable et dépend de la température, du sexe de l'individu, de la densité de population et des conditions d'élevage.

A la nymphose, la larve descend le long des tiges pour gagner le sol. Elle tisse à l'aide de ses pièces buccales un double cocon à moins d'1 cm de profondeur. Cette phase peut durer une ½ journée (obs. pers.). À l'intérieur de ce cocon, la larve se transforme alors en pré-nymphé puis en nymphé. Quelques jours avant l'émergence, cette dernière devient bleue foncée. Lors de l'émergence, l'adulte fend l'enveloppe intérieure du cocon puis découpe un disque dans le cocon extérieur.



Figure 7. Positionnement des sites de relevés sur les deux transects. Les étoiles correspondent aux points de lâcher de *Cibdela janthina* en 2008. © 2011 Google. © 2011 IGN – France.

Tableau 2. Caractéristiques des sites de relevés sur les deux transects.

Sud	Altitude (m)	650	900	1000	1300	1500
	Type de milieu	Ravine	Bordure de champ	Friche	Ravine	Forêt
Est	Altitude (m)	800	1000	1100	1300	1550
	Type de milieu	Forêt	Bordure de champ	Friche	Friche	Forêt

MATÉRIEL ET MÉTHODES

1. ZONES D'ÉTUDE

Le climat réunionnais est de type tropical. Il se caractérise par deux grandes saisons :

- L'hiver austral, de mai à novembre, frais et sec
- L'été austral, de décembre à avril, nettement plus chaud et pluvieux avec des précipitations et des phénomènes cycloniques.

L'étude a été menée sur deux périodes distinctes de mi-avril à mi-mai (fin de l'été austral) et de juillet à début août (hiver austral).

Par son état insulaire et son relief tourmenté, La Réunion présente une multitude de microclimats. Toutefois, deux principales régions climatiques peuvent être définies :

- La côte « au vent », orientée nord-est face aux alizés, reçoit 70% des précipitations (3 à 10 m/an)
- La côte « sous le vent », orientée sud-ouest, reçoit moins de 2 m/an et de façon très irrégulière.

Nous avons donc choisi deux zones d'études qui répondent à ces différences de pluviométrie (Annexe 3). La première zone se situe dans l'Est, à La Plaine des Palmistes, et reçoit 3 à 4 m/an de précipitations. La seconde zone se situe dans le Sud, entre la Rivière des Remparts et Bérive, sur la route de Notre Dame de la Paix et reçoit moins de 2 m/an de précipitations. Cinq sites par zone d'étude ont été choisis selon un gradient altitudinal, déjà colonisé ou susceptible de l'être par *C. janthina* (Fig. 7). Les critères principaux de sélection des sites sur chaque transect sont :

- la présence d'importants massifs monospécifiques de vigne marronne
- l'accessibilité de ces massifs (route d'accès) et la praticabilité du terrain
- l'éloignement des habitations et des champs

Les caractéristiques altitudinales et les types de milieu de chaque site sont présentés dans le tableau 2. A l'aide d'un GPS, les coordonnées géographiques des sites ont été relevées : latitude, longitude et altitude.

2. MÉTHODE D'ÉCHANTILLONAGE

Nous avons choisi d'utiliser une méthode destructive consistant à prélever au sein d'un quadrat toute la biomasse de vigne marronne et l'ensemble des larves. Une méthode non destructive permettrait certes le suivi dans le temps d'une même plante, mais ne permet pas de mesurer la biomasse foliaire consommable ainsi que la biomasse de tiges vivantes et mortes.

Par ailleurs, le dénombrement précis des œufs et des stades larvaires serait dans ce cas extrêmement ardu, compte-tenu de la densité des massifs de *R. alceifolius*.

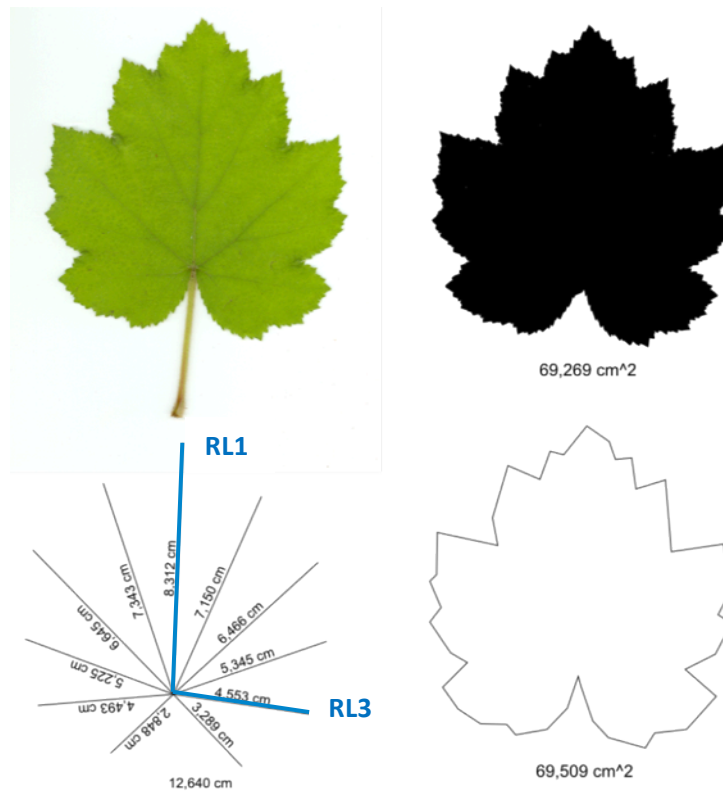


Figure 8. Positionnement des 1^{ère} et 3^{ème} nervures principales sur une feuille de *Rubus alceifolius*. Mesures de longueurs effectuées à l'aide du logiciel libre Inkscape.

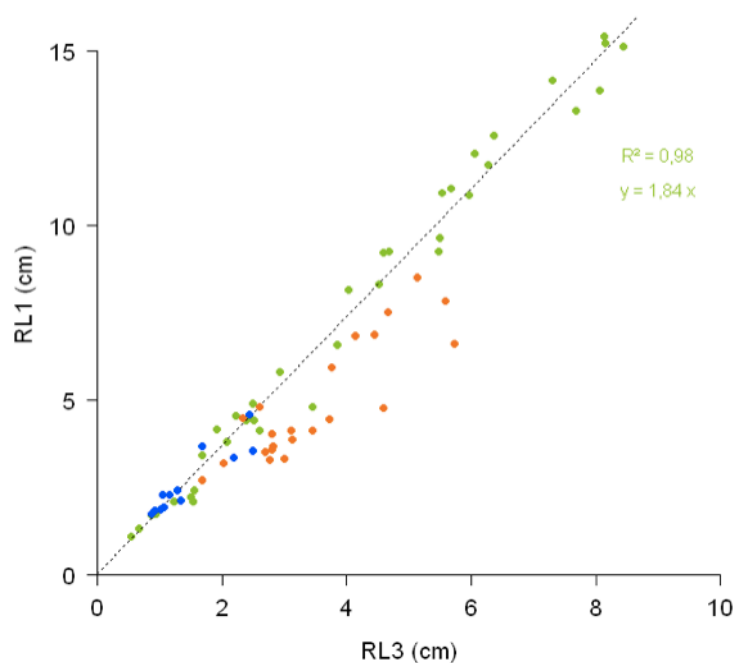


Figure 9. Répartition des pontes de *Cibdela janthina* en fonction de la taille des feuilles de *Rubus alceifolius*. RL1 et RL3 : longueurs des 1^{ère} et 3^{ème} nervures principales. Feuilles sans œufs (vert), feuilles avec œufs insérés dans les nervures (bleu) et feuilles avec œufs apparents (orange).

Les contraintes d'accessibilité ainsi que l'architecture complexe de cette ronce ont conditionné la méthode d'échantillonnage choisie (Baret *et al.*, 2003), l'axe principal pouvant atteindre la canopée forestière à plus de 15 m de haut. Le prélèvement de matériel végétal par unité de surface de sol nous a semblé plus judicieux et moins contraignant que la prise de mesures sur un même individu.

La méthode d'échantillonnage retenue est donc basée sur l'utilisation de quadrats de 0,5 m² au sol (71 x 71 cm). Délimités par un « tabouret » constitué de tubes en PVC, ils sont au nombre de cinq par site (5 répétitions effectuées sur chaque site).

3. PARAMÈTRES BIOLOGIQUES ÉTUDIÉS

Impact des larves sur la vigne marronne

Rubus alceifolius passe par cinq stades de développement, de la germination au développement de tiges aptes à la fructification. Deux types d'axes sont distinguables morphologiquement : les axes végétatifs et les axes florifères. Dans notre étude, nous nous sommes intéressés aux axes végétatifs et plus particulièrement aux parties 1 α et 1 β des axes mésotoniques du stade *e* du développement de *R. alceifolius*, comme définies par Baret *et al.* (2003). En effet, à ce stade, la plante est à son maximum de volume foliaire et caulinaire par unité de surface au sol (Baret *et al.*, 2003) et dispose de réserves dans la souche qui devraient limiter l'impact de la phytophagie.

Sur le terrain, pour chaque quadrat, les tiges vivantes et mortes sont coupées au sécateur et séparées selon qu'elles sont mortes ou vivantes. De retour au laboratoire, elles sont coupées en petits morceaux et mises en étuve ventilée à 80°C pendant 48 h au minimum dans des barquettes en aluminium. Leurs masses sèches sont mesurées avec une balance d'une précision de 0,1 g (Denver Instrument XP-3000).

Également sur le terrain, les feuilles sont séparées en 3 catégories : les jeunes feuilles sur lesquelles l'insecte est apte à pondre (J) – soit une longueur de nervure principale inférieure à 5 cm, les feuilles ayant dépassé ce stade mais restant consommables (M) et les feuilles en sénescence ou mortes (S).

Les feuilles des catégories J et M ont été définies à partir d'une observation sur la ponte des femelles. Pendant quelques jours après la ponte, l'œuf n'est pas visible car inséré profondément et recouvert par les trichomes de la face inférieure des feuilles. Les contraintes exercées font éclater la nervure et l'œuf devient apparent. Cette observation a permis d'avoir une première estimation des préférences de ponte des femelles en fonction de la taille de la feuille (Fig. 8 et 9).

La défoliation moyenne des feuilles consommables sur chaque site est calculée à partir du nombre de feuilles pour chaque catégorie de défoliation. Le taux de défoliation moyen est obtenu en sommant les produits du nombre de feuilles par le taux de défoliation (0, 0.25, 0.75, 1) puis en divisant par le nombre total de feuilles.

Au laboratoire, les feuilles des catégories J et M sont ensuite triées selon quatre niveaux de défoliation (0 %, < 50%, > 50% et 100 %). Lorsque la feuille est défoliée à 100 %, il ne subsiste que le pétiole. Le nombre de feuilles, le nombre d'œufs ainsi que le nombre de feuilles portant des œufs sont relevés pour chaque niveau de défoliation.

Les feuilles, dont le pétiole a préalablement été retiré, sont alors mises à l'étuve à 80°C pendant 24h au minimum.

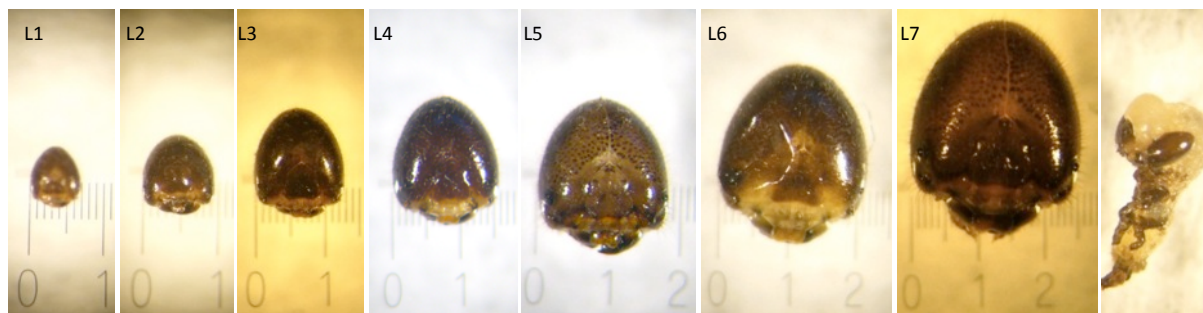


Figure 10. Capsules céphaliques des 7 stades larvaires de *Cibdela janthina*. L2 sortant de l'exuvie. Loupe binoculaire LEICA MZ12 et micromètre LEICA. Photos : A. Mathieu.

Pour chaque quadrat, les feuilles prélevées sont donc catégorisées selon des critères emboîtés liés au comportement de *C. janthina* :

- 3 catégories de feuilles : J, M et S
 - 4 niveaux de défoliation pour les J et M : 0 %, < 50 %, > 50 % et 100 %
 - Le nombre de feuilles
 - Le nombre d'œufs
 - Le nombre de feuilles portant des œufs

Variations des populations de Cibdela janthina

L'abondance des adultes a été estimée par un comptage sur le massif, selon une échelle comprenant 4 classes (0 = pas d'adultes, 1 = moins de 5 adultes, 2 = moins de 15 adultes et 3 = plus de 15 adultes). Le choix des classes a été fait arbitrairement étant donné que nous ne disposons d'aucune étude sur la densité des adultes de *C. janthina* en milieu naturel.

Les variations des populations de larves sont déterminées à partir d'un comptage précis de tous les individus de chaque stade larvaire. Pour chaque catégorie de feuilles (J, M et S), les larves sont prélevées et mises dans l'alcool à 70° pour détermination de leur stade. Celui-ci est déterminé visuellement d'après la largeur de la capsule céphalique (Fig. 10) ou, en cas de doute, par mesure précise à la loupe binoculaire.

4. ANALYSES STATISTIQUES

L'ensemble des analyses est mené sous le logiciel R version 2.12. Pour chaque transect et chaque altitude, une analyse de variance est effectuée sur les différentes variables à chaque altitude pour étudier le facteur saison (avril et juillet). La différence entre les saisons est mise en évidence par un test de Fisher-Snedecor.

La difficulté de l'établissement d'un modèle réside dans le fait que nous ne connaissons pas l'historique de la colonisation sur les sites d'études et qu'il existe un décalage temporel entre les populations larvaires de *C. janthina* présentes sur les massifs de vigne marronne au début de l'étude et l'état de ces massifs. Nous avons supposé que l'abondance des adultes sur un site est un paramètre explicatif du niveau d'attaque sur les plantes.

Par la suite, la régression multilinéaire de chaque variable en fonction de facteurs biotiques (abondance d'adultes) et abiotiques relatifs aux variations de températures (altitude et saison) sont réalisés. Nous prendrons un seuil de significativité de 5 % dans l'ensemble des tests statistiques.

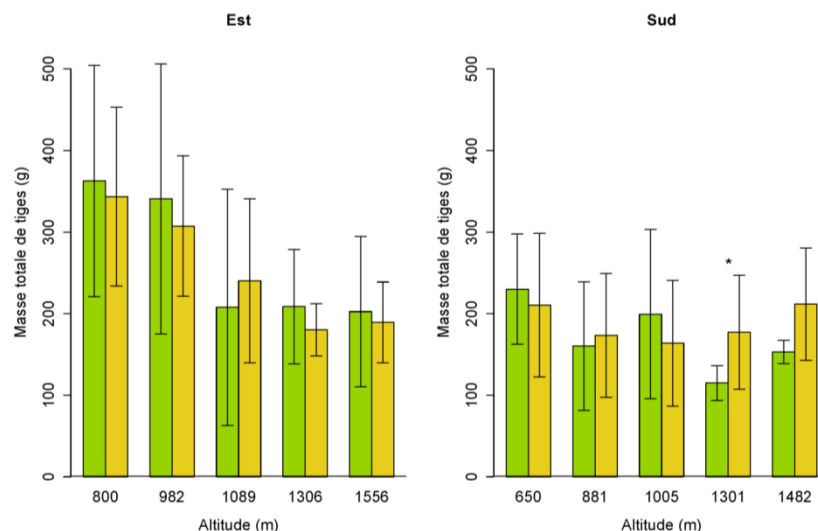


Figure 11. Masse totale sèche moyenne de tiges, mortes et vivantes (g), de *Rubus alceifolius* pour les différents sites des transects Est et Sud, aux deux saisons d'étude. Les relevés ont été effectués en avril (vert) et en juillet (jaune). Les moyennes significativement différentes entre les saisons par transect et altitude au test de Fisher-Snedecor sont indiquées par * ($P < 0,05$), ** ($P < 0,01$) et *** ($P < 0,001$). Les barres indiquent l'intervalle de confiance à 95 %. $n = 5$ quadrats par transect, altitude et saison.

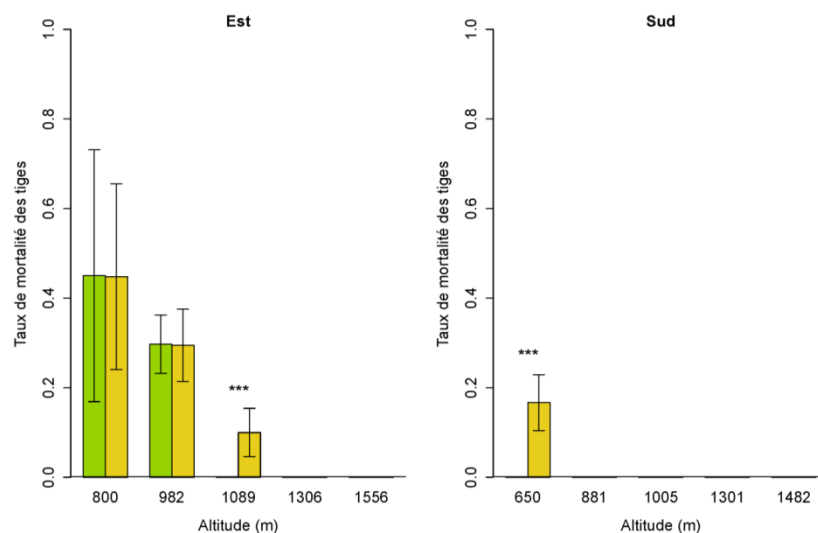


Figure 12. Taux de mortalité des tiges de *Rubus alceifolius* pour les différents sites des transects Est et Sud, aux deux saisons d'étude. Les relevés ont été effectués en avril (vert) et en juillet (jaune). Les moyennes significativement différentes entre les saisons par transect et altitude au test de Fisher-Snedecor sont indiquées par * ($P < 0,05$), ** ($P < 0,01$) et *** ($P < 0,001$). Les barres indiquent l'intervalle de confiance à 95 %. $n = 5$ quadrats par transect, altitude et saison.

RÉSULTATS

1. INFLUENCE DE *CIBDELA JANTHINA* SUR LA MORTALITÉ DES MASSIFS

La mortalité au sein d'un massif est repérée par la présence de bois mort au bout des tiges. La défoliation massive et répétée dans le temps conduit à terme à la mort de tiges entières, puis à celle de l'individu. Sur un quadrat de 0,5 m², la masse sèche moyenne des tiges vivantes est de $190,8 \pm 14,0$ g ($n = 97$) et ne varie pas avec l'altitude ($P > 0,5$ dans l'Est et $P > 0,4$ dans le Sud).

Les masses sèches moyennes de tiges vivantes ne sont pas significativement différentes au seuil de 5 % sur chaque site entre les deux saisons, exceptées à l'altitude de 1300 m sur le transect Sud ($P = 0,045$). Cette différence pourrait être due à un effet de microclimat sur ce site.

La masse sèche totale moyenne de tiges sur les quadrats (tiges mortes et vivantes) ne varie pas selon l'altitude dans le Sud (Fig. 11), tandis qu'un effet altitudinal très marqué est observé dans l'Est ($F = 37,6$; $P < 0,0001$). Il semble que la présence de fortes densités d'adultes soit liée à une augmentation de la masse de tiges ($F = 22,5$; $P < 0,0001$).

Le taux de mortalité a été calculé en divisant la masse sèche de tiges mortes par la masse sèche totale de tiges.

Entre le mois d'avril et le mois de juillet, une faible mortalité des tiges a été observée dans le Sud au point bas et dans l'Est à 1090 m, alors que la mortalité reste identique aux altitudes inférieures ($P > 0,95$ à 800 et 982 m) (Fig. 12). La mortalité des massifs est corrélée positivement avec l'abondance des adultes ($F = 25,6$; $P < 0,0001$ dans l'Est et $F = 549,7$; $P < 0,0001$ dans le Sud), la principale cause naturelle de mortalité de la vigne marronne étant très probablement la défoliation par les larves.

La régression linéaire du taux de mortalité par l'altitude, au mois de juillet, indique que les massifs en-dessous de 340 m d'altitude dans l'Est ont un taux de mortalité proche de 1 ($R^2 = 0,63$). Ce résultat est relativement proche de ce qui a été constaté sur le terrain (mortalité totale des massifs en dessous de 450 m). Nous avons noté également l'absence de relation directe entre le taux de défoliation et le taux de mortalité du massif ($r = - 0,27$ dans l'Est et $r = - 0,32$ dans le Sud).

2. INFLUENCE DE *CIBDELA JANTHINA* SUR LA PRODUCTION FOLIAIRE

La masse sèche de feuilles sur le quadrat apporte des renseignements sur la quantité de nourriture disponible pour le développement des larves et sur la réaction de la plante face à une défoliation importante.

Les feuilles ont été classées par rapport au comportement de *C. janthina* : les « jeunes » feuilles servant de site de ponte (RL1 < 5 cm), les feuilles en sénescence (non consommées) et les feuilles consommables.

Figure 13. Masse sèche totale moyenne des feuilles (g) de *Rubus alceifolius* pour les différents sites des transects Est et Sud, aux deux saisons d'étude.

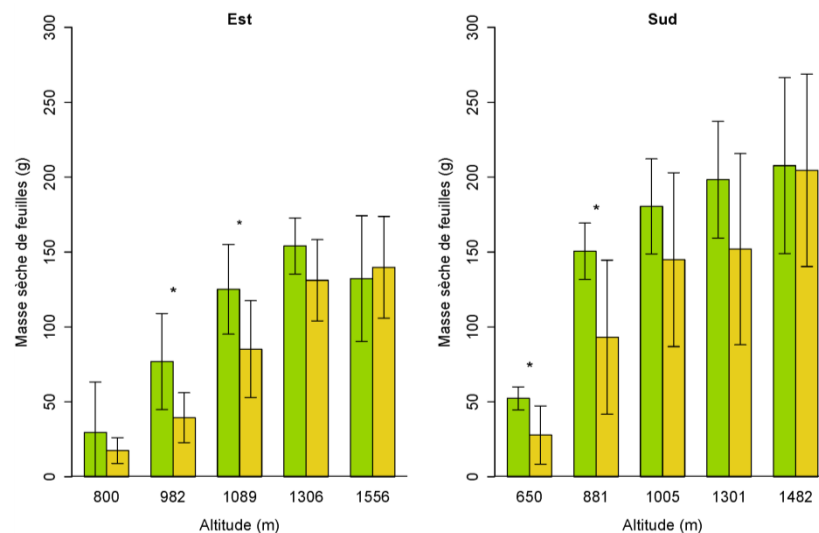


Figure 14. Ratio moyen entre la masse sèche de feuilles et la masse sèche de tiges totale de *Rubus alceifolius* pour les différents sites des transects Est et Sud, aux deux saisons d'étude.

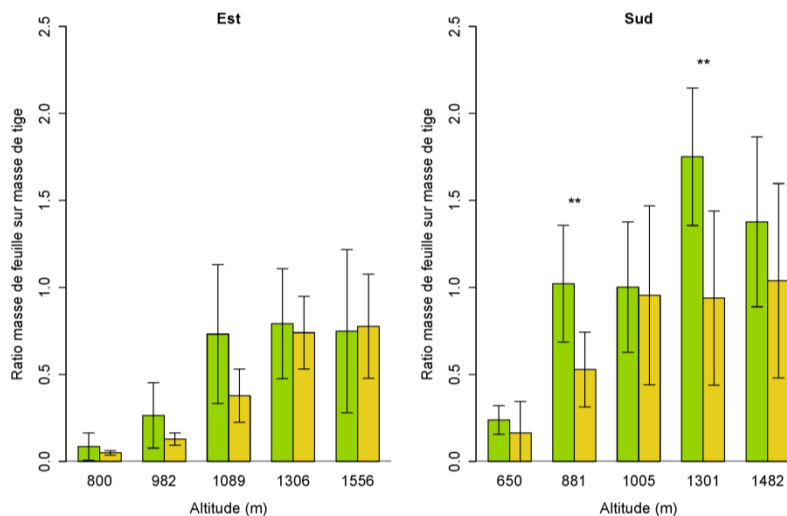
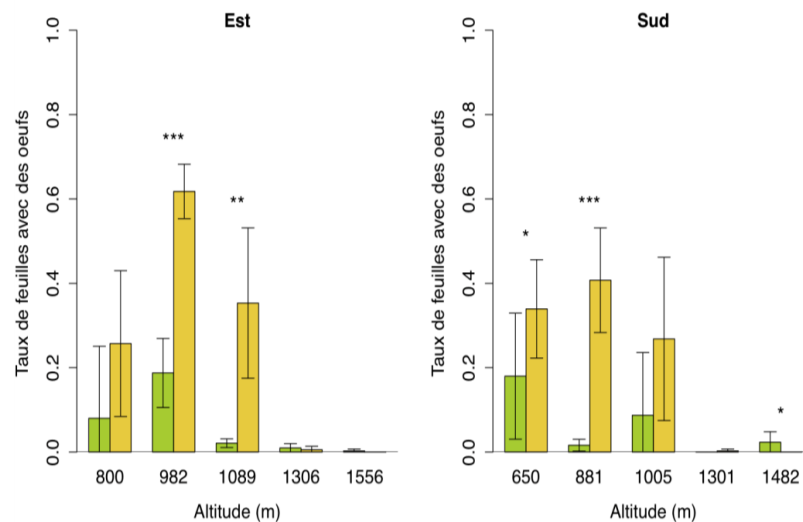


Figure 15. Taux de feuilles de *Rubus alceifolius* portant des œufs pour les différents sites des transects Est et Sud, aux deux saisons d'étude.



Les relevés sont effectués en avril (vert) et en juillet (jaune). Les relevés ont été effectués en avril (vert) et en juillet (jaune). Les moyennes significativement différentes entre les saisons par transect et altitude au test de Fisher-Snedecor sont indiquées par * ($P < 0,05$), ** ($P < 0,01$) et *** ($P < 0,001$). Les barres indiquent l'intervalle de confiance à 95 %. $n = 5$ quadrats par transect, altitude et saison.

Sur le transect Est, la masse sèche de feuilles a tendance à augmenter avec l'altitude (Fig. 13). L'effet « altitude » est prépondérant ($F = 138,5$; $P < 10^{-15}$) par rapport à la présence de la tenthrède ($F = 8,5$; $P < 0,001$). La masse sèche totale de feuilles sur les quadrats augmente significativement avec l'altitude à la fois dans l'Est ($F = 92,7$; $P < 0,0001$) et dans le Sud ($F = 76,9$; $P < 0,0001$). Un effet saison plus faible est également présent avec une diminution de la masse de feuilles entre avril et juillet à certaines altitudes ($F = 8,7$; $P < 0,05$ dans l'Est et $F = 9,0$; $P < 0,01$ dans le Sud). Cette dernière pourrait s'expliquer principalement par la défoliation importante par les larves au-dessous de 1100 m dans l'Est et au-dessous de 900 m dans le Sud.

La masse sèche moyenne de feuilles consommables suit la même tendance que la masse sèche totale moyenne de feuilles. Concernant l'évolution de la masse moyenne de feuilles en sénescence, un mauvais calibrage de la méthode (détermination visuelle) a biaisé les résultats de cette catégorie avec une surestimation du nombre de feuilles mortes ou en sénescence.

Le nombre total moyen de feuilles par quadrat, toutes catégories confondues, ne varie pas avec l'altitude ($P > 0,30$ dans l'Est et $P > 0,17$ dans le Sud). Il est d'environ 200 par quadrat en l'absence de fortes densités larvaires. Alors que sur chaque site du transect Sud, il tend à diminuer en juillet par rapport au mois d'avril ($F = 12,3$; $P < 0,05$), il n'en est pas de même dans l'Est ($F = 2,5$; $P = 0,12$). Les résultats montrent qu'il est corrélé positivement à l'abondance des adultes de *C. janthina*, aussi bien dans l'Est ($F = 17,8$; $P < 0,0001$) que dans le Sud ($F = 14,2$; $P < 0,0001$).

Nous avons cherché à voir à l'aide d'un modèle linéaire généralisé si ce taux de défoliation est lié à l'abondance des larves ou des adultes au moment du relevé. Dans les deux cas, les résultats du modèle linéaire généralisé montrent que la défoliation s'explique par l'abondance des adultes ($P < 0,002$ dans l'Est et $P < 0,0004$ dans le Sud) et non pas par celle des larves ($P > 0,67$).

Le ratio moyen de la masse sèche de feuilles sur la masse sèche de tiges a également été calculé (Figure 14). Il augmente de manière significative avec l'altitude dans l'Est ($F = 60,0$; $P < 0,0001$) et dans le Sud ($F = 45,7$; $P < 0,0001$). Par ailleurs, un test de Student au seuil de 5 % montre une différence significative entre les deux transects ($P < 0,0001$) avec un ratio moyen plus important sur le transect Sud ($0,9 \pm 0,08$) par rapport au transect Est ($0,47 \pm 0,05$).

Les résultats de la défoliation de chaque catégorie de feuilles montrent que les larves ne consomment pas les feuilles pondues préférentiellement (notées « J »). En effet, leur taux de défoliation reste inférieur à 5 % sur l'ensemble des sites, sauf à 982 m dans l'Est où il est à $17,7 \pm 4,5$ % (écart-type) en avril et à $9,4 \pm 4,0$ % en juillet.

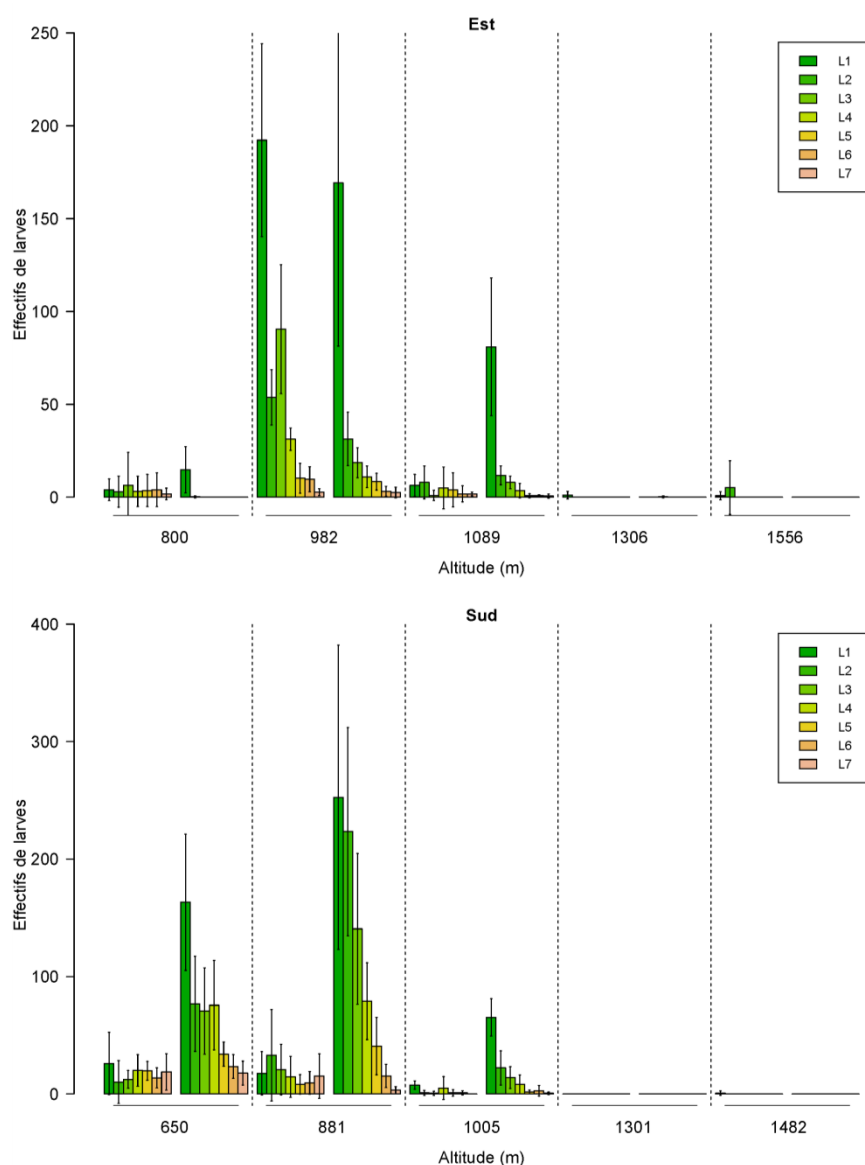


Figure 16. Variations saisonnières des effectifs moyens des 7 stades larvaires de *Cibdela janthina* (L1 à L7) pour les différents sites des transects Est et Sud, aux deux saisons d'étude. Pour chaque altitude, sont représentés à gauche les effectifs en avril et à droite les effectifs en juillet. Les barres verticales indiquent l'intervalle de confiance des effectifs à 95 %. n = 5 quadrats par altitude et par saison

Tableau 3. Résultats de l'ANOVA sur les effectifs des stades larvaires

Stade	Est				Sud			
	Stade précédent		Autre variable		Stade précédent		Autre variable	
	F	Pr (> F)	F	Pr (> F)	F	Pr (> F)	F	Pr (> F)
L1	73,2	0,0001			73,0	0,0001		
L2	72,9	0,0001	8,6 [s]	0,01	332,5	0,0001		
L3	62,4	0,0001			615,4	0,0001		
L4	236,4	0,0001			195,9	0,0001	12,6 [a]	0,001
L5	27,7	0,0001			253,9	0,0001	5,7 [a]	0,05
L6	83,5	0,0001			170,3	0,0001	15,1 [a]	0,001
L7	37,1	0,0001			53,1	0,0001	7,1 [a]	0,05

[s] : saison ; [a] : altitude

3. VARIATIONS ALTITUDINALES DES STADES DE LA TENTHRÈDE

L'analyse de variance montre que la saison n'a pas d'effet significatif sur l'abondance moyenne observée des adultes sur le transect Est ($P = 0,5$) mais en a un sur le transect Sud ($P < 0,01$; $F = 8,8$). L'abondance des adultes diminue avec l'altitude aussi bien dans l'Est ($P < 0,0001$; $F = 21,8$) que dans le Sud ($P < 0,0001$; $F = 102,5$).

Le ratio moyen du nombre de feuilles portant des œufs par rapport au nombre total de feuilles est corrélé à l'abondance moyenne des adultes dans le milieu, ceci dans les deux transects ($P < 0,0001$) (Fig. 15). Le dénombrement des œufs sur chaque feuille nous renseigne sur la capacité d'accueil des feuilles. Ainsi, les adultes pondent en moyenne $11,5 \pm 0,8$ œufs par feuille. Un maximum de 61 œufs sur une même feuille a été observé en avril à 800 m.

Dans l'Est et dans le Sud, le nombre moyen d'œufs par quadrat dépend de la densité d'adultes ($P < 0,0001$) mais aussi de la saison (respectivement $P < 0,0001$ et $P < 0,01$). En effet, les observations sur le terrain révèlent que les œufs présents dans les nervures au-dessus de 1200 m sont attaqués par des moisissures noires en hiver, ce qui pourrait conduire à une augmentation de leur mortalité dans les Hauts.

En ce qui concerne le 1^{er} stade larvaire, l'analyse de variance montre que le nombre d'œufs sur le quadrat détermine significativement ses effectifs ($F = 73,2$; $P < 0,0001$). Par contre, les facteurs abiotiques ne montrent pas d'influence significative. Ainsi, les différences de température entre avril et juillet ne semblent pas avoir affecté les populations larvaires.

Dans l'Est comme dans le Sud, l'analyse de variance montre que les effectifs de chaque stade sont déterminés majoritairement par ceux du stade précédent ($P < 0,0001$) (Fig. 16 et Tab. 3).

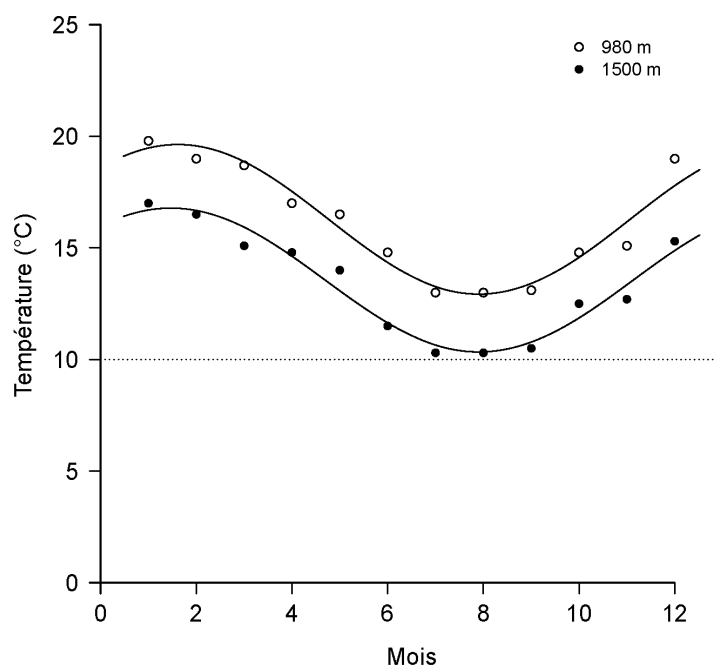


Figure 17. Moyennes mensuelles des températures pour les années 2000 et 2001 à 980 m à La Plaine des Palmistes et à 1500 m au Pas de Bellecombe (transect Est). Une régression de type sinusoïdal a pu être établie. Le seuil thermique inférieur de développement des larves de *Cibdela janthina* (10°C) est tracé en pointillé (voir Annexe 1).

DISCUSSION

1. DYNAMIQUE DE DISPERSION SPATIO-TEMPORELLE DE *CIBDELA JANTHINA*

Cette étude fournit des informations complémentaires sur la dispersion de *C. janthina* à La Réunion, dont l'aire de distribution s'étend actuellement à haute altitude. Les analyses statistiques réalisées sur les données collectées révèlent une différence significative entre les deux transects.

Le suivi bisannuel de la dispersion de *C. janthina* à La Réunion, opéré depuis septembre 2008, a permis en effet d'établir des cartes de distribution des populations de l'insecte. L'abondance des adultes et le degré de défoliation sont les deux principales variables mesurées lors de ces enquêtes. En croisant l'analyse de ces cartes avec les paramètres biologiques de l'insecte, un modèle prédictif de la distribution potentielle de *C. janthina* a ainsi été établi (Annexe 4). Les relevés effectués lors de cette dernière étude sont toutefois faits de manière qualitative (de visu) et non quantitative.

Sur le transect Sud choisi pour notre étude, l'arrivée de *C. janthina* est beaucoup plus récente du fait d'un plus grand éloignement de cette zone par rapport aux points de lâchers. Les données de cartographie montrent que le front de dispersion était établi à 650 m en juillet 2010 mais que les premiers adultes ont gagné des sites jusqu'à 1000 m d'altitude seulement lors de l'été 2010 – 2011. Nous avons vu précédemment que les populations de *C. janthina* présentent des effectifs initiaux différents dus à des dynamiques différentes ; ces dynamiques sont par ailleurs influencées par les facteurs climatiques.

En effet, l'arrivée de *C. janthina* sur le transect Est (1000 m d'altitude) date de juillet 2010. Les résultats de notre étude confirment que la colonisation du milieu par l'insecte est quasiment nulle au-dessus de 1300 m. Lorsque la température se rapproche du seuil thermique de développement de l'insecte on devrait observer une augmentation de la mortalité des larves, ce qui n'est pas le cas en dessous de 1300 m sur les deux transects.

Les relevés montrent que les adultes ont une forte capacité de prospection le long des deux transects altitudinaux. Ainsi, des pontes ont été observées sur les sites les plus élevés (1500 m sur les deux transects en avril) alors que les massifs situés entre le « front » de colonisation (1100 m dans l'Est et 900 m dans le Sud) et ces sites sont peu ou pas (le site à 1300 m dans le Sud) attaqués par les larves de *C. janthina*. Cependant, l'éloignement de ces adultes des zones de pullulations pourrait être dû à l'influence favorable des corridors anthropiques (axes routiers) ou écologiques (p. ex. remontée de ravines).

2. EFFET DE LA SAISON SUR LES POPULATIONS DE *CIBDELA JANTHINA*

Les différences observées sur les variables, entre les deux transects et entre les deux périodes de relevés à chaque altitude, sont essentiellement liées au contexte de colonisation par les adultes. Les différences entre les deux transects en termes de conditions météorologiques peuvent être à l'origine du nombre plus important de *C. janthina* observée sur le transect Sud.

Dans une étude précédente (Annexe 1), nous avons constaté que la survie de certains stades larvaires n'était pas corrélée avec la température entre 20 et 15°C. Un climat plus froid en altitude, accentué en hiver, devrait réduire les taux de croissance larvaire et allonger leur durée de développement, et probablement réduire la survie de l'insecte (Whittaker and Tribe, 1996 ; Hodkinson, 1997 ; Williams, 1999). Des données anciennes sur les moyennes mensuelles de température sur le transect Est (Fig. 16) ont été recueillies. Un modèle de type sinusoïdal a pu être établi à partir de ces données. Le graphique montre qu'aux altitudes où *C. janthina* est présente, les températures observées en juillet ne sont pas létales pour les larves de l'espèce. Cela confirme nos résultats sur le fait que *C. janthina* est capable d'être dans une phase de croissance de sa population aux altitudes étudiées, malgré des températures plus fraîches et sur le fait qu'aucun effet saison n'ait encore été observé.

Outre l'effet de la température, nous pouvons émettre une hypothèse sur le rôle des précipitations sur l'activité de consommation des larves. Au cours des relevés, nous avons observé que celles-ci ne se nourrissent pas lorsqu'il pleut et qu'elles s'agglutinent alors au centre de la surface inférieure des feuilles. Ainsi, malgré la présence de nombreuses larves, la consommation peut être ralentie par les précipitations durant une certaine période. Une étude plus complète sur l'impact des conditions abiotiques (température et pluviométrie) devra être menée afin de voir si ces deux paramètres météorologiques ont un réel impact sur le ralentissement de la défoliation par les larves.

Afin de tester leur effet, des données météorologiques hebdomadaires (T° moyenne, T° min, T° max, vitesse du vent, hygrométrie, précipitations) devraient d'ici la fin de l'année être récupérées auprès des stations expérimentales du Cirad et de Météo France.

3. INTERACTIONS ENTRE *CIBDELA JANTHINA* ET *RUBUS ALCEIFOLIUS*

La dynamique des populations de nombreux insectes phytophages est caractérisée par de brefs épisodes de pullulations, durant lesquels les insectes défolient sévèrement leur plante hôte. Ces épisodes sont souvent séparés par des périodes de plus faible densité où l'on enregistre une défoliation mineure (Varley *et al.*, 1973; Crawley 1983; Berryman 1987; Myers 1988; Logan & Allen 1992). Cette alternance est souvent induite par les ennemis naturels dont le taux d'attaque est plus élevé en période de pullulation de l'insecte (Hassell 1978; Anderson & May 1980). Cependant dans le cas présent, *C. janthina* n'étant pas régulée par des parasitoïdes, comme dans son aire d'origine, et l'impact de ses prédateurs étant récent et non encore quantifié, on peut penser que la compétition intraspécifique sera probablement un facteur de régulation des populations plus important que les ennemis naturels (Carson & Root 1999, 2000; McEvoy 2002; Bonsall *et al.*, 2003; Long *et al.*, 2003). La consommation foliaire peut

limiter la quantité de nourriture disponible pour les générations futures si la croissance de la plante est affectée. La quantification future des capacités de résistance de la plante à la phytophagie permettra de caractériser la ressource foliaire et de voir si elle est limitante pour le développement des populations larvaires.

Toutefois, la défoliation semble être corrélée positivement avec le nombre de feuilles. Une étude de comparaison entre des plantes non attaquées et des plantes à différents degrés de défoliation permettrait de savoir si la production de ces nouvelles feuilles se fait au détriment de la croissance des feuilles attaquées partiellement.

La densité des adultes, qui reflète sans doute assez bien celle des derniers stades larvaires dont ils sont issus, permet donc d'avoir des renseignements intéressants sur les épisodes récents de défoliation. Comme le montre une étude précédente (Annexe 1), les stades L6 et L7 consomment à eux seuls près de 85 % de la masse foliaire consommée pendant la vie d'une larve. La survie de ces stades est donc probablement un facteur primordial dans l'impact sur la vigne marronne dans les zones d'altitude.

L'analyse des coefficients de corrélation entre le taux de défoliation et le taux de mortalité du massif suggère que la mortalité de la plante intervient après plusieurs épisodes de défoliation massive répétés dans le temps. L'analyse des données des sites dans l'Est (980 m et 1100 m d'altitude) montre que *C. janthina* peut être considérée comme encore en phase de pullulation à La-Plaine-des-Palmistes ainsi que dans les Bas du Sud. Il est encore trop tôt pour préciser la fourchette altitudinale dans laquelle un équilibre s'établira entre le phytophage et sa plante hôte, et quelle sera la nature de cet équilibre. En effet, *R. alceifolius* croît à des altitudes où les températures seraient inférieures au seuil thermique de développement des larves de *C. janthina* et n'y serait donc pas attaquée. Dans cette gamme d'altitudes, nous nous attendons à observer des successions de défoliation et de régénération de la plante qui n'aboutiraient pas à terme à la mort du massif. On peut faire l'hypothèse, qu'il conviendra de confirmer, que la température constituera un régulateur majeur des populations de *C. janthina*.

La présente étude nous permet aussi d'appréhender indirectement certains éléments du comportement des différents stades de *C. janthina* et de la réaction de la plante à l'attaque du phytophage.

Les résultats sur la défoliation des différentes catégories de feuilles ont montré que les petites feuilles (RL1 < 5 cm) ne sont pas consommées, et même en cas de pullulation, ces feuilles, qui apparaissent à la base des feuilles entièrement défoliées, sont nettement moins consommées que les feuilles plus développées. Il s'agit d'un trait remarquable de la stratégie de développement de l'insecte. Ces bourgeons produisent des feuilles qui sont autant de nouveaux sites de ponte pour les femelles. D'autres observations (données non présentées ici) nous ont montré que les 1^{ers} stades larvaires ne sont pas capables de se nourrir de ces feuilles du fait de leur épaisseur et de leur densité de trichomes plus importantes. Les adultes peuvent donc pondre sur des feuilles qui ne seront pas consommées immédiatement. Une expérimentation pourrait être menée sur la comparaison entre la vitesse de croissance d'une feuille pondue et la durée de développement des œufs.

Les observations sur le terrain nous ont permis de constater que les nervures des feuilles ne semblent jamais saturées en œufs. Le fait qu'en moyenne on n'observe que 10 œufs par feuille suggère que les femelles cessent de pondre sur une feuille si elle porte déjà un certain nombre d'œufs. Un tel comportement contribue sans doute à limiter la compétition intra-spécifique pour l'accès à la nourriture.

CONCLUSION ET PERSPECTIVES

Le protocole mis en œuvre dans cette étude nous a permis de répondre en partie à la question centrale qui était de savoir comment les variations saisonnières de température en altitude influencent la structure et l'évolution des populations de *Cibdela janthina* ainsi que l'évolution des massifs de *R. alceifolius*. Les observations ayant été faites sur une courte période et à deux saisons relativement proches, il est nécessaire de poursuivre les investigations pour quantifier l'effet de la baisse de température sur la dynamique de colonisation du milieu par l'insecte en altitude. Nos résultats suggèrent que la dispersion de l'insecte le long d'un gradient altitudinal se fait sous forme d'une « vague » montante et plutôt que sous forme de patchs. Certes, des colonies sont présentes en avant du front de dispersion mais leurs effectifs larvaires sont faibles et ne se maintiennent pas au dessus de 1300 m d'altitude en hiver, dans l'Est comme dans le Sud. La mortalité importante des 1^{ers} stades larvaires pourrait en être l'explication. A terme, on peut penser que la « vague » atteindra peut-être ces altitudes et permettant de voir si le phénomène de pullulation parvient à compenser la mortalité naturelle, et à entraîner ainsi la mort des massifs à ces altitudes.

Cette étude nous a également fourni des informations sur les interactions entre l'agent de lutte biologique et sa plante hôte. Des changements en termes d'organogénèse ont été observés chez la plante face à l'attaque par le phytophage, notamment l'accroissement de la production de feuilles en réponse à la défoliation. Des éléments sur le comportement de ponte de *C. janthina* ont aussi été apportés. Des études plus approfondies sur le choix des sites de ponte devront être menées à l'avenir afin de mieux comprendre les interactions entre l'insecte et la plante au cours des phases de pullulation. Cette étude a montré que la masse sèche de tiges par unité de surface était relativement constante, même après défoliation ou mort du massif. Pour des études futures, on peut envisager de ne plus collecter cette biomasse de façon destructive et de suivre par exemple l'évolution du diamètre des souches au cours des épisodes de défoliation afin de quantifier l'impact du phytophage sur la croissance de la plante.

Cette étude constitue la phase initiale d'un programme, qui s'étalera sur 3 années. La poursuite de celui-ci permettra d'avoir une vision à long terme de la dynamique des populations de *C. janthina* en altitude. Cette dimension temporelle est très importante car elle permettra de faire le lien entre les effectifs observés pour différentes générations, et ainsi de mieux évaluer, aux différentes altitudes, l'impact des variations de température sur la dynamique des populations.

Un allègement du protocole est envisageable afin de pouvoir étudier plusieurs transects, notamment dans les zones où *C. janthina* est présente depuis 2008. Cependant, l'accessibilité particulièrement restreinte de ces zones de montagne est le facteur limitant principal.

Les observations de terrain nous ont révélé une hétérogénéité dans la colonisation à une même altitude. A cet égard, il serait intéressant de caractériser des éléments paysagers (champs, axes routiers, ravines, forêt, densité du massif, présence d'autres plantes au sein de celui-ci, etc.) qui influenceraient cette dynamique.

La poursuite du programme DEAL RUBUS au cours des trois prochaines années devraient nous permettre de préciser les résultats obtenus et de mieux comprendre les interactions entre un agent de lutte biologique et sa plante hôte, dans le contexte particulier de l'île de La Réunion.

Ce programme intégrera plusieurs volets. Le volet entomologie visera à acquérir une connaissance approfondie de la biologie de *C. janthina* (effet de la température sur la durée de développement des stades de l'insecte, la fécondité, le sexe ratio, la consommation foliaire, etc.) et de son comportement (accouplement, ponte, éventuelles réactions de défense contre des prédateurs) en rapport avec sa plante hôte. Un volet de botanique abordera la croissance et le pouvoir de régénération de *R. alceifolius* en lien avec la défoliation par les larves de *C. janthina*. Enfin, un volet « modélisation » intégrera les résultats des études sur le terrain et en laboratoire afin d'aboutir à la construction d'un modèle de dynamique saisonnière des populations de l'agent de lutte biologique en fonction de l'altitude.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

1. PUBLICATIONS

- Amsellem L.** (2000) Comparaison entre aires d'origine et d'introduction de quelques traits biologiques chez *Rubus alceifolius* Poir. (Rosaceae), plante envahissante dans les îles de l'Océan Indien. Thèse de doctorat. USTL. Montpellier II, Montpellier, France, 200p.
- Amsellem L., Noyer J.L., Le Bourgeois T. & Hossaert-McKey M.** (2000) Comparison of genetic diversity of the invasive weed *Rubus alceifolius* Poir. (Rosaceae) in its native range and in areas of introduction, using amplified fragment length polymorphism (AFLP) markers. *Molecular Ecology* **9**, 443-455.
- Amsellem L., Chevallier M.H. & Hossaert-McKey M.** (2001) Ploidy level of the invasive weed *Rubus alceifolius* (Rosaceae) in its native range and in areas of introduction. *Plant Systematics and Evolution* **228**, 171-179.
- Amsellem L., Noyer J.L. & Hossaert-McKey M.** (2001) Evidence for a switch in the reproductive biology of *Rubus alceifolius* (Rosaceae) towards apomixis, between its native range and its area of introduction. *American Journal of Botany* **88**, 2243-2251.
- Anderson R.M. & May R.M.** (1980) Infectious diseases and population cycles of forest insects. *Science* **210**, 658-661.
- Baret S.** (1999) *Etudes des modes de croissance et de propagation de la vigne marronne (Rubus alceifolius Poiret) à La Réunion*. DEA report. Henri Poincaré University, Nancy, France. 20.
- Baret S.** (2002) Mécanismes d'invasion de *Rubus alceifolius* à l'île de la Réunion. Interaction entre facteurs écologiques et perturbations naturelles et anthropiques dans la dynamique d'invasion. Thèse de doctorat, Université de la Réunion, Saint-Denis, France, 224p.
- Baret S., Nicolini E., Le Bourgeois T. & Strasberg D.** (2003a) Development Patterns of the Invasive Bramble (*Rubus alceifolius* Poiret, Rosaceae) in Réunion Island: an Architectural and Morphometric Analysis. *Annals of Botany* **91**, 39-48.
- Baret S., Nicolini E., Humeau L. & Le Bourgeois T.** (2003b) Use of architectural and morphometric analysis to predict the flowering pattern of the invasive *Rubus* on Réunion island (Indian Ocean). *Canadian Journal of Botany* **81**, 1293-1301.
- Baret S., Maurice S., Le Bourgeois T. & Strasberg D.** (2004) Altitudinal variation in fertility and vegetative growth in the invasive plant *Rubus alceifolius* Poiret (Rosaceae), on Réunion island. *Plant Ecology* **172**, 265-273.
- Baret S., Le Bourgeois T. & Strasberg D.** (2005) How would *Rubus alceifolius*, an intrusive exotic species, progressively colonize the entirety of a humid tropical forest. *Canadian Journal of Botany* **83**, 219-226.
- Baret S. & Strasberg D.** (2005) The effect of opening trails on exotic plant invasion in protected areas on La Réunion Island (Mascarene Archipelago, Indian Ocean). *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)* **60**, 325-332.
- Baret S., Le Bourgeois T., Rivière J.N., Paillet T., Sarrailh J.M. & Strasberg D.** (2007) Can species richness be maintained in logged endemic *Acacia heterophylla* forest (Réunion Island, Indian Ocean)? *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)* **62**, 273-284.

- Baret S., Cournac L., Thébaud C., Edwards P. & Strasberg D.** (2008) Effects of canopy gap size on recruitment and invasion of the non-indigenous *Rubus alceifolius* in lowland tropical rain forest on Réunion. *Journal of Tropical Ecology* **24**, 337-345.
- Berryman A.A.** (1987) The theory and classification of out-breaks. In: *Insect Outbreaks* (eds Barbosa, P. & Schultz, J.C.), pp. 3–30. Academic Press, New York.
- Blossey B. & Nötzold R.** (1995) Evolution of increased competitive ability in invasive non-indigenous plants: a hypothesis. *Ecology* **83**, 887–889.
- Bonsall M.B., van der Meijden E. & Crawley M.J.** (2003) Contrasting dynamics in the same plant–herbivore interaction. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **100**, 14932–14936.
- Cadet T.** (1977) La végétation de l'île de La Réunion. PhD thesis, University of Aix-Marseille, France : 312.
- Carson W.P. & Root R.B.** (1999) Top-down effects of insect herbivores during early succession: influence on biomass and plant dominance. *Oecologia* **121**, 260–272.
- Carson W.P. & Root R.B.** (2000) Herbivory and plant species coexistence: community regulation by an outbreaking phytophagous insect. *Ecological Monographs* **70**, 73–99.
- Crawley M.J.** (1983) *Herbivory: The Dynamics of Animal– Plant Interactions*. University of California Press, Los Angeles, CA, USA.
- Esperk T., Tammaru T. & Nylin S.** (2007) Intraspecific variability in number of larval instars in insects. *Journal of Economic Entomology* **100(3)**, 627-645.
- Friedmann F.** (1997) Rosaceae. In J. Bosser, T. Cadet, W. Marais and J. Guého eds., *Flore des Mascareignes. La Réunion, Maurice, Rodrigues*, 1-11. ORSTOM (Organisme de Recherche de Sciences et Techniques d'Outre-Mer), Paris, France.
- Gard B.** (2005) *Etude de Cibdela janthina Klug (Hymenoptera : Tenthredinidae) et Alcidodes sp. (Coleoptera : Curculionidae) agents potentiels de lutte biologique contre Rubus alceifolius (Rosaceae) plante envahissante à la Réunion*. Mémoire d'ingénieur. ENSAM, Montpellier, France, p. 54.
- Goulet H. & Huber J.T.** (1993) *Hymenoptera of the world: an identification guide to families*. Minister of Supply and Services Canada. Agriculture Canada.
- Hassell M.P.** (1978) *The Dynamics of Arthropod Predator–Prey Systems*. Princeton University Press, Princeton, NJ, USA.
- Hodkinson I.D.** (1997) Progressive restriction of host plant exploitation along a climatic gradient: the willow psyllid *Cacopsylla groenlandica* in Greenland. *Ecological Entomology* **22**, 47–54.
- Kalkmann C.** (1993) Rosaceae. In *Foundation Flora Malesiana* eds., *Flora Malesiana, Series I, Spermatophyta: flowering plants*, vol. 11, 227-351. Rijksherbarium, Leiden, The Netherlands.
- Kleinschmidt H.E. & Johnson R.W.** (1977) *Weeds of Queensland*. Government Printer: 188-192.
- Klug J.C.F.** (1834) Übersicht der Tenthredinetæ der Sammlung. *Jahrbücher der Insektenkunde* **1**, 233-253.
- Konow F.W.** (1898) Einige neue Chalastogastra-Gattungen und Arten. *Entomologische Nachrichten* **25**, 73-79.
- Lavergne R.** (1978) Les pestes végétales de l'île de la Réunion. *Info Nature* **16**, 9-60.
- Le Bourgeois T.** (1998) *Etude sur la lutte biologique contre la peste végétale Rubus alceifolius à La Réunion. Etape n°1 Bibliographie*. France, Montpellier, CIRAD.

- Le Bourgeois T., Desmier de Chenon R., Andriany N.L. & Munoz F.** Life history of the leaf-feeding sawfly *Cibdela janthina* (Klug) (Argidae), a promising candidate for the biological control of *Rubus alceifolius* Poir. (Rosaceae) in La Réunion Island (Indian Ocean). Document non publié.
- Lodge D.M.** (1993a) Biological invasions: lessons for Ecology. *Trends in Evolution and Ecology* **8**, 133-137.
- Lodge D.M.** (1993b) Reply from David Lodge. *Trends in Evolution and Ecology* **8**, 380-381.
- Logan J.A. & Allen J.C.** (1992) Non linear dynamics and chaos in insect populations. *Annual Review of Entomology* **37**, 455-477.
- Long Z.T., Mohler C.L. & Carson W.P.** (2003) Extending the resource concentration hypothesis to plant communities: effects of litter and herbivores. *Ecology* **84**, 652-665.
- Mc Arthur H. & Wilson E. O.** (1967) The theory of island bio-geography. Princeton University press, Princeton, 205p.
- McDonald I.A.W., Thébaud C., Strahm W.A. & Strasberg D.** (1991) Effects of alien plant invasions on native vegetation remnants on La Réunion (Mascarene Islands, Indian Ocean). *Environmental Conservation* **18**(1), 51-61.
- McEvoy P.B.** (2002) Insect-plant interactions on a planet of weeds. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **104**, 165 - 179.
- Myers N., Mittermeier R.A., Mittermeier C.G., da Fonseca G.A.B. & Kent J.** (2000) Biodiversity hotspots conservation priorities. *Nature* **403**, 853-858.
- Myers J.H.** (1988) Can a general hypothesis explain population cycles of forest Lepidoptera? *Advances in Ecological Research* **18**, 179-242.
- Quere P.** (1990) Le problème des pestes végétales sur l'île de La Réunion. In : ONF éd. Rapport de l'Office National des Forêts. Saint-Denis, La Réunion, France.
- Rivals P.** (1952) *Études sur la végétation naturelle de l'île de La Réunion*. Thèse de doctorat d'état, Université de Toulouse, France, Les artisans de l'imprimerie Douladoure, Toulouse, 214 p
- Saini M.S. & Thind A.S.** (1989) Revision of Genus *Cibdela* Konow from India (Insecta, Hymenoptera, Symphyta : Argidae). *Reichenbachia Staatliches Museum für Tierkunde Dresden* **26**, 135-139.
- Sigala P. & Lavergne C.** (1996) Les plantes exotiques envahissantes des forêts indigènes de l'île de La Réunion : perspectives de lutte biologique. In : IXème Symposium international sur le contrôle biologique des mauvaises herbes (21-26 janvier) – Afrique du Sud (ONF).
- Soulères O.** (1991) Le problème des exotiques envahissantes à La Réunion. ONF, Bull. Tech. **21**: 123-130.
- Strasberg D.** (1995) Processus d'invasion par les plantes introduites à La Réunion et dynamique de la végétation sur les coulées volcaniques. *Ecologie* **26**(3), 169-180.
- Strasberg D., Rouget M., Richardson D.M., Baret S., Dupont J. & Cowling R.M.** (2005) An assessment of habitat diversity, transformation and threats to biodiversity on Reunion Island (Mascarene Islands, Indian Ocean) as a basis for conservation planning. *Biodiversity and Conservation* **14**, 3015-3032.
- Tassin J., Derroire G. & Rivière J.N.** (2004) Elevational gradient of richness and endemism of woody vegetation in Réunion island (Mascarene archipelago). *Acta Botanica Gallica* **151**, 181-196
- Tassin J.** (2002) Dynamiques et conséquences de l'invasion des paysages agricoles des hauts de La Réunion par *Acacia mearnsii* de Wild. Thèse de Doctorat, Université de Toulouse III, France. 215 p.

- Van Achterberg C. & Desmier de Chenon R.** (2009) The first report of the biology of *Proterops borneoensis* Szepilgeti (Hymenoptera: Braconidae: Ichneutinae), with the description of a new species from China. *Journal of Natural History* **43**, 619-633.
- Van Thuan N.** (1970) Flora of Thailand, vol. II, 46-61. Thailand Institute of Science and Technological Research, Bangkok, Thailand.
- Varley G.C., Gradwell G.R. & Hassell M.P.** (1973) Insect Population Ecology. Blackwell Scientific, Oxford, UK.
- Whittaker J.B. & Tribe N.P.** (1996) An altitudinal transect as an indicator of responses of a spittlebug (Auchenorrhyncha: Cercopidae) to climate change. *European Journal of Entomology* **93**: 319–324.
- Williams I.S.** (1999) Slow-growth, high-mortality—a general hypothesis, or is it? *Ecological Entomology* **24**, 490–495

2. SITES INTERNET

<http://flore.cbnm.org/>

TABLE DES FIGURES ET TABLEAUX

1. FIGURES

Figure 1.	Carte de distribution mondiale de <i>Rubus alceifolius</i>	10
Figure 2.	Les deux agents potentiels de lutte biologique contre <i>Rubus alceifolius</i>	10
Figure 3.	Séquence de développement de <i>Rubus alceifolius</i>	12
Figure 4.	Éléments d'anatomie des adultes de <i>Cibdela janthina</i>	14
Figure 5.	Les stades de développement de <i>Cibdela janthina</i> .	14
Figure 6.	Cycle biologique de <i>Cibdela janthina</i>	16
Figure 7.	Positionnement des sites de relevés sur les deux transects	18
Figure 8.	Positionnement des 1 ^{ère} et 3 ^{ème} nervures principales sur une feuille de <i>Rubus alceifolius</i>	20
Figure 9.	Répartition des pontes de <i>Cibdela janthina</i> en fonction de la taille des feuilles de <i>Rubus alceifolius</i>	20
Figure 10.	Capsules céphaliques des 7 stades larvaires de <i>Cibdela janthina</i>	22
Figure 11.	Masse sèche de tiges mortes et vivantes de <i>Rubus alceifolius</i>	24
Figure 12.	Taux de mortalité des tiges de <i>Rubus alceifolius</i>	24
Figure 13.	Masse sèche totale des feuilles de <i>Rubus alceifolius</i>	26
Figure 14.	Ratio entre la masse sèche de feuilles et la masse sèche de tiges de <i>Rubus alceifolius</i>	26
Figure 15.	Taux de feuilles de <i>Rubus alceifolius</i> portant des œufs	26
Figure 16.	Variations saisonnières des effectifs des 7 stades larvaires de <i>Cibdela janthina</i>	28
Figure 17.	Moyennes mensuelles des températures	30

2. TABLEAUX

Tableau 1.	Les espèces du genre <i>Rubus</i> à La Réunion	12
Tableau 2.	Caractéristiques des sites de relevés sur les deux transects.	18
Tableau 3.	Résultats de l'ANOVA sur les effectifs des stades larvaires	28

TABLE DES ANNEXES

Annexe 1.	Développement et traits d'histoire de vie du stade larvaire de <i>Cibdela janthina</i> (Hymenoptera: Argidae) (projet de publication)	41
Annexe 2.	Surface estimée de <i>Rubus alceifolius</i> par commune avant lutte biologique	51
Annexe 3.	Carte des précipitations annuelles en mm à La Réunion	52
Annexe 4.	Résultats du modèle de dispersion spatiale de <i>Cibdela janthina</i> (Chiroleu <i>et al.</i> , non publié)	53

ANNEXE 1. Développement et traits d'histoire de vie du stade larvaire de *Cibdela janthina* (Hymenoptera: Argidae) (projet de publication).

Development and Life History Traits of *Cibdela janthina* (Hymenoptera: Argidae) Larval Stage

UMR 'Peuplements végétaux et bio-agresseurs en milieu tropical', CIRAD
Pôle de Protection des Plantes (3P), 7 Chemin de l'IRAT,
97410 Saint-Pierre, France

Abstract

The sawfly *Cibdela janthina* (Hymenoptera: Argidae) native to Sumatra has been selected as one of the most promising biological control agents against the giant bramble (*Rubus alceifolius*, Rosaceae), a major environmental weed of La Réunion (Indian Ocean). Head capsule widths were recorded per the 7 larval instars. A linear regression model between the average widths and instars shown a strong relationship ($R^2 = 0.997$). A laboratory experiment to determine the leaf consumption of *R. alceifolius* by *C. janthina* larval instars was conducted at 25°C. Both the 6th and the 7th instars represented approximately 85% of the total cumulative consumption of fresh leaf. During the whole larval development, a larva ate average 1.65g of leaf. A model relating larval leaf-feeding and larval development ($y = ab^cx^2$) was established ($R^2 = 0.996$). Survival and development of larval instars were monitored at 5 constant temperatures spanning 15 to 35°C. Duration of development from L1 to pre-pupa varied on average from 23.8-32.0 days, respectively, at 25-20°C. The lower developmental threshold and thermal constant were calculated using the temperature summation model. According to the Logan model fitted for the 3rd instar, the upper and lower developmental thresholds were 32.7°C and 11.0°C, respectively. The results obtained will be used for optimizing laboratory rearing procedures and for constructing computer simulation models to predict sawfly population dynamics.

Key words: Sawfly, *Cibdela janthina*, Argidae, larval development, leaf consumption, temperature summation model.

Introduction

As a biological control agent, the sawfly *Cibdela janthina* Klug (Argidae) was released in 2008 in La Réunion Island (Indian Ocean) to control the invasive *Rubus alceifolius* Poir. (Rosaceae). This bramble is considered as one of the most invasive plant in La Réunion (Lavergne, 1978; Macdonald *et al.*, 1991). It multiplies both by seeds and vegetative reproduction (Baret, 2002; Baret *et al.*, 2003b; 2004). On the island, this bramble grows mostly in humid environment (opened bushes, ravines, old streams of lava) (Baret *et al.*, 2007) from 500 to 1700m on the west coast and from sea level to 1600m on the east coast. This exotic species overruns the forests

and the field edges, menacing the development of endemic species and the biodiversity of the island (Baret *et al.*, 2005; 2008). In other situations of *Rubus* species invasions, biological control became as one of the best solutions providing sustainable control of giant bramble at an island level (Davis, 1970; Oehrens & Gonzales, 1977; Bruzzese, 1980; Bruzzese, 1982; Nagata & Markin, 1986; Johnston, 1990; Gardner *et al.*, 1997).

A research draft on the biological control of *Rubus alceifolius* was planned in 1997 at the request of Conseil Général de La Réunion, concerning the study of genetic diversity (Amsellem *et al.*, 2000; 2001a; 2001b) and development patterns of *R. alceifolius* (Baret *et al.*, 2003a) and looking for potential biocontrol

agents. Prospecting in the origin area of *R. alceifolius* (South-East of Asia) allowed to found several potential biological control agents. Surveys recorded 46 phytophagous arthropods and 3 pathogens on *R. alceifolius* or related *Rubus* species (Le Bourgeois *et al.*). After looking for the best biological control agent, the sawfly *Cibdela janthina* Klug, collected in Sumatra, is decided to be studied in quarantine. This insect was only known, in the literature, by the description of the adult stage (Saini & Thind, 1989), but its host range, biology and ecology were unknown.

Cibdela janthina belongs to the order of Hymenoptera, Symphyta, Tenthredinoidea, Argidae (Klug, 1834; Konow, 1898). In its original area, Sumatra (Indonesia), this insect lives in sunny environment between 300 and 900m. To complete its life cycle, *C. janthina* needs a high relative humidity up to 85%, notably for egg and nymph stages. This present study is designed to investigate life traits of the larval stage, as development and leaf consumption. The results should allow for a better understanding of the life of this insect, especially of the damages cause to *Rubus alceifolius*, with a view of release as potential biological control agent in other countries where this invasive plant is a pest (Queensland in Australia, Madagascar). Also, some measurements will be helpful for the distinction between larval instars on the field and for the establishment of a spatiotemporal model on the couple *Cibdela janthina* – *Rubus alceifolius* on La Réunion Island.

Materials and methods

Variation and mean width of head capsule of larval instars

The number of larval instars was determined, thanks to the experiment on the survival and development of the larva stage at 5 constant temperatures, by searching daily for the presence of an exuvia, which indicated a moult. We defined thus a maximum of 7 instars. The followed methods consist in measuring the head capsule average width and the whole range of variation per instar. A sample of larvae (>2000) of all sizes was collected from a *R. alceifolius* thicket (>1000m²) on the south-eastern side of the island (55°34'30.864" East and 21°19'58.273" South at 700m). Larvae were preserved in 70% alcohol and sorted out estimating the body size. Larval head capsule widths were measured across the widest part of the head when viewed dorsally using a

micrometric scale under an optic binocular microscope (Leica). Sorting out of the larvae was based on the body sizes and colorations. They were moved thus in 7 different containers. During measurements, if a head capsule was significantly bigger, it was removed in successive instars and re-measured. A sample of 200 larvae per instar was measured in order to be sure about the width range. To avoid bias with the dilatation of the head due to the absorption of alcohol, heads were removed from the body and kept 10 min at the air. When the head bristles were dry, heads were ready to be measured. The precision of the micrometric scale was: 12.5µm for L1 to L3, 15.0µm for L4, 17.5µm for L5, 22.5µm for L6 and L7. The range of variation in head capsule width (r.v. = max[width] - min[width]) was determined for each instar.

Larval consumption of R. alceifolius leaves

A *C. janthina* larvae colony was collected on the south-eastern side of the island, on the left bank of Langevin river (55°64'97.538" East and 21°37'18.139" South at 76m). Larvae were separated according to instars after determination by measurement of the cephalic capsule width. They were placed individually into 4mL (20 x 20 x 10mm) hermetic plastic containers for instars 1 to 5 and into 108 mL (90 x 60 x 20mm) for instars 6 and 7. Laboratory rearing was conducted at the constant temperature 25°C (± 1°C). Larvae were reared in environmental chambers (Sanyo MLR-350; Sanyo, Osaka, Japan) under conditions of 12L:12D h photoperiod and 85 ± 10% relative humidity (checked by a thermo-hygrometer HOB0 H08-004-02; Onset, Pocasset, MA). Humidity was maintained with a filter paper on the bottom of boxes, moistened every day with drops of a 2% solution of methyl parahydroxybenzoate (fungicide Nipagine), to avoid the development of moulds due to the high relative humidity. It is assumed that this fungicide did not affect the biological characteristics of this sawfly. Observations and manipulations were made at 8:00am and 5:00pm, each day of the week.

Plants of the host plant *R. alceifolius* were grown in a greenhouse near the laboratory, under natural climatic conditions. They were collected on the south-eastern side of the island and potted in 2-L plastic pots containing 80% loam, 20% pozzolan gravels in volume and 10g of 16-8-8 N-P-K granule fertilizer. Larvae were fed with pieces of fresh healthy expanded leaves collected just before observations. The leaf pieces were

2

renewed twice a day. Differences in fresh weight between the new and the fed leaves determined larval consumptions. The leaf weight was measured with a balance at the precision of 0.1mg.

Survival and development of the larva stage at 5 constant temperatures

The study was conducted with eggs of *C. janthina* collected from a *R. alceifolius* thicket on the south-eastern side of the island (55°57'53.118" East and 21°33'27.835" South at 610m). Leaves were placed in plastic containers with moistened paper to keep them fresh until hatching. Neonate larvae (< 2h) noticeable by the white non-sclerotized head capsule are delicately removed under a piece of *R. alceifolius* leaf.

Laboratory rearing is conducted at five constant temperatures: 15, 20, 25, 30 and 35°C ($\pm 1^\circ\text{C}$). Larvae are reared in environmental chambers with the same conditions of light, humidity and conditioning as larvae reared for the study of leaf consumption. Observations and manipulations are made at 8:00am and 5:00pm, each day of the week.

Above a precise lower threshold for development, the temperature and development rate relationship is linear (Arnold, 1959). Consequently, a constant number of heat units (or degree days) above this threshold is necessary to complete development. The development time of individual life stages (time necessary for 50% of individuals to complete a given stage) was determined at the five constant temperatures.

Development rate (i.e. 100/developmental time) was plotted against temperature. The lower development threshold t (i.e. the coldest temperature at which the development rate is zero) was determined by extrapolation of the regression line back to the x-axis. The thermal constant K (i.e. the number of day-degrees above the lower threshold required to complete development) was calculated from the regression equation using the relationship $y = K / (x - t)$ (Fletcher, 1989).

Instar-specific survival rate was determined by dividing the number of individuals alive at the end of each instar by the initial number. The instantaneous mortality rate (IM) was estimated as $-\ln[\text{survival}] / \text{developmental time}$ (Rijn *et al.*, 1995).

All development tests for larval instars were replicated one time. Standard analysis of variance (ANOVA) was used to analyze developmental time of *C. janthina*. All statistical tests, models and

charts were performed with R software, version 2.11.1. (R Development Core Team, 2004).

Results

Variation and mean width of head capsule of larval instars

For each instar, head capsule width followed a normal distribution (Table 1). A linear regression model has been fitted between the average widths of the 7 larval instars (Figure 1). A strong and positive linear relationship was observed ($R^2 = 0.997$).

A t-test was carried out with the threshold of 5% to compare the head capsule width of each instar. Means were significantly different ($P < 2.10^{-16}$, Holm's adjustment method). The range of variation of head capsule width increased logarithmically with the larval instar ($\ln [\text{r.v.}] = -2 + 0.3 \ln [\text{instar}]$, $R^2 > 0.9$).

Tab. 1. Head capsule width measurements (mm) for *C. janthina* larval instars.

Instar	n	Head capsule width (mm)	
		Mean \pm SE	r.v.
1	200	0.675 \pm 0.002	0.138
2	200	0.935 \pm 0.003	0.188
3	200	1.235 \pm 0.003	0.213
4	200	1.597 \pm 0.004	0.240
5	200	1.875 \pm 0.004	0.263
6	200	2.102 \pm 0.004	0.225
7	200	2.439 \pm 0.004	0.293

r.v. : range of variation (max[width] - min[width])

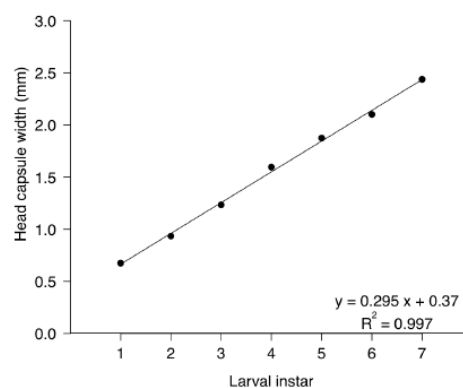


Fig. 1. Linear regression of the head capsule average widths of *C. janthina* larval instars.

Tab. 2. Duration of development (d), instars developmental time (d), average instars consumption (mg), consumption rate (mg.d⁻¹), cumulative consumption (g) and percentage of the total consumption of fresh leaves of *R. alceifolius*, of each instar of *C. janthina*, at 25 ± 1°C, 85 ± 10% R.H. and L12:D12 photoperiod (N=1 replicate).

Instar	n	Duration of development (d)	Developmental time (d)	Consumption (mg)	Consumption rate (mg.d ⁻¹)	Cumulative consumption (g)	Proportion of total consumption
		Mean ± SE	Median	Mean ± SE	Mean	Mean	%
1	17	2.94 ± 0.06 a	3.00	12.7 ± 0.5	4.2	0.0127	0.8
2	20	2.21 ± 0.07 b	2.00	23.5 ± 1.1	11.8	0.0362	2.2
3	33	2.07 ± 0.04 b	2.00	35.9 ± 2.8	18.0	0.0721	4.4
4	41	2.26 ± 0.08 b	2.38	65.4 ± 4.7	27.5	0.1375	8.3
5	41	2.66 ± 0.06 c	2.63	149.2 ± 7.0	56.7	0.2867	17.4
6	39	3.33 ± 0.11 d	3.00	337.8 ± 17.3	112.6	0.6245	37.8
7	24	5.36 ± 0.18 e	5.50	1026.4 ± 35.0	186.5	1.6509	100.0

Instar developmental time was determined as median of duration of instar development. No distinction was made between males and females. A Tukey's honest significance test was carried out with the threshold of 5% on the duration of development. Means in the same columns with the same letter are not significantly different at the $\alpha = 5\%$ level.
n = number of individuals.

Larval consumption of Rubus alceifolius by Cibdela janthina larvae

Individual consumption increased exponentially (Table 2). Consumption by 6th and 7th instars together constituted approximately 85% of the total leaf fresh weight consumed by all instars and occurred within 8 days. The mean consumption increased exponentially and was related to larval instar. The cumulative leaf fresh weight consumption by *C. janthina* larvae was regressed on larval developmental time (i.e. the time required for 50% of individuals to achieve development to a particular instar). An exponential model was chosen after linearization of the data using logarithm transformation (Figure 2):

$$y = ab^{xc^2} \quad (R^2 = 0.996), \text{ where,}$$

y= cumulative leaf consumption, x= larval developmental time and $a=0.0038$, $b=1.5902$ and $c=0.9918$ are the estimates.

Larvae were reared to emergence of adults for sex ratio determination and adult longevity. The duration of development of the 6th instar is 4.08 ± 0.2 (\pm SE) for males and 3.00 ± 0.01 (\pm SE) for females. A t-test was carried out with the threshold of 5% to compare these durations of development and means were significantly different at level of 5% ($P < 0.001$). In contrary, leaf consumption means were not significantly different at level of 5% ($P > 0.08$). The larval stage in this experiment was significantly different between females and males. All the males (n=12) pupated after the 6th instar and all the females (n=21) pupated after the 7th instar. The sex ratio was 0.57 : 1 (male : female).

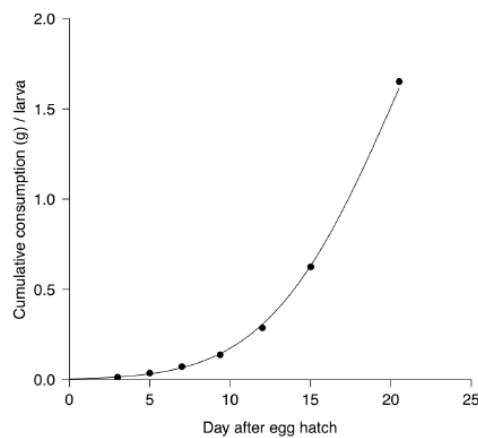


Fig. 2. Leaf consumption model expressing relationship between *C. janthina* larvae developmental time and larval feeding (25 ± 1°C, 85 ± 10% R.H., 12L:12D h photoperiod).

Life Table, Survivorship, Length of development of larval instars

Larval death during the experiment was quite high owing to accidental damage, drowning of small larvae in condensed water droplets. It is assumed that these deaths did not bias the survivorship and the instantaneous mortality for the 1st and the 2nd larval instars. However, the next instars were not affected by these accidental damages due to a bigger body size. L1 were not able to survive further than 2 days and did not feed at temperature of 35°C (Table 3). Only 14.5 and 9.9% of L1 studied reached the adult stage respectively at 20°C and 25°C. The cumulative survivorship decreased of average 7% between

A

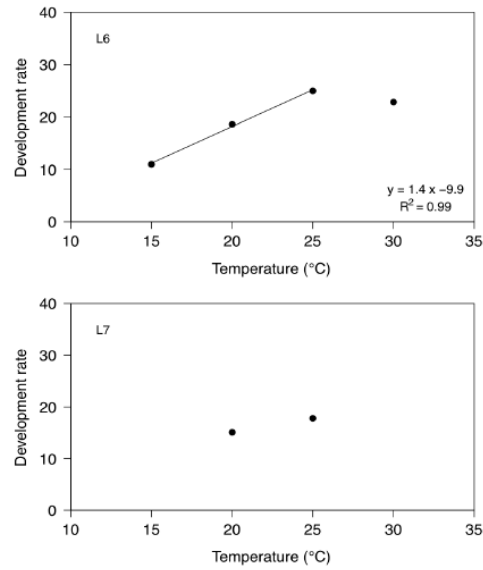
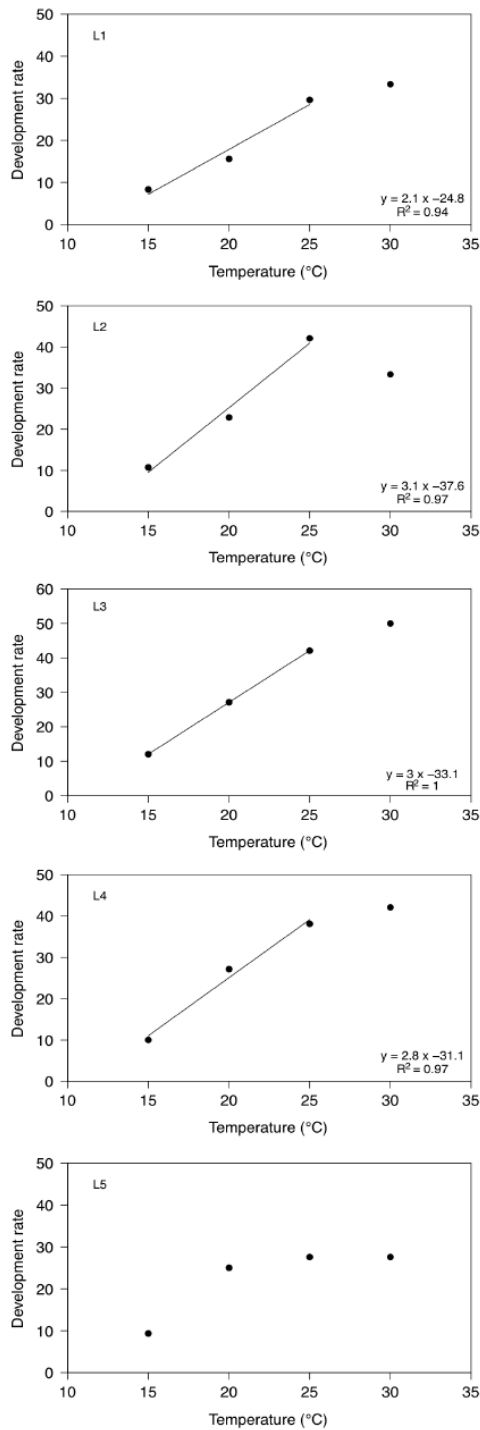


Fig. 3. Effect of constant temperatures on developmental rates (100/developmental time in days) of larval instars of *C. janthina*.

Tab. 3. Instantaneous mortality rate of larval instars of *C. janthina* at five constant temperatures (n = 1 replicate)

Instar	15°C	20°C	25°C	30°C	35°C
1	0.060	0.151	0.158	0.217	-
2	0.037	0.105	0.084	0.260	-
3	0.022	0.000	0.012	0.073	-
4	0.069	0.000	0.046	0.129	-
5	0.086	0.000	0.082	0.122	-
6	0.000	0.016	0.076	0.251	-
7	-	0.000	0.035	-	-

IM = $-\ln[\text{survival}] / \text{developmental time}$

each instar at 25 and 30°C, while the survivorship of L3 to L7 is 100% at 20°C. Time from L1 to emergence was significantly different between temperatures ($P < 0.05$), excepted between 25 and 30°C for all the larval instars. Length of development from L1 to pre-pupa varied on average from 23.8 (at 25°C) to 32.0 days (at 20°C) (Table 4). The highest instantaneous mortality rates were recorded at 30°C and the lowest at 20°C. A linear regression model between temperature and development rate was established for the 1st to the 4th and for the 6th instar over the range of 15-25°C. However, the linear model was not used for L7 period because there were not enough data points to establish the relationship. The lower developmental thresholds for L1 to L6 were estimated as 11.6, 12.1, 11.0, 11.1, 11.6 and 7.0, respectively.

Tab. 3. Length of time between hatching response and duration of development (d) of each larval instars of *C. janthina* at five constant temperatures: 15, 20, 25, 30 and 35°C, 85 ± 10% R.H. and 12L:12D h photoperiod.

T (°C)	L1 (n)	L1	L2	L3	L4	L5	L6	L7	L1 - Pupa
		Mean ± SE	Mean ± SE	Mean ± SE	Mean ± SE	Mean ± SE	Mean ± SE	Mean ± SE	Mean ± SE
15	35	11.7 ± 0.2 a	9.1 ± 0.4 a	8.8 ± 0.8 a	10.7 ± 0.9 a	10.7 ± 1.3 a	9.1 ± 1.5 a	-	-
20	50	6.7 ± 0.2 b	4.9 ± 0.4 b	3.7 ± 0.2 b	4.0 ± 0.3 b	4.1 ± 0.3 b	5.2 ± 0.3 b	6.6 ± 0 a	32.0 ± - a
25	75	3.6 ± 0.1 c	2.6 ± 0.1 c	2.4 ± 0.1 c	2.8 ± 0.2 c	3.4 ± 0.1 b	4.0 ± 0.2 c	5.6 ± 0.5 a	23.8 ± 0.4 a
30	92	3.3 ± 0.1 c	2.8 ± 0.1 c	2.1 ± 0.2 c	2.5 ± 0.2 c	3.8 ± 0.4 b	4.5 ± 0.5 bc	-	-
35	70	-	-	-	-	-	-	-	-

A Tukey's honest significance test was carried out with the threshold of 5% to compare duration of development. Mean in the same columns with the same letter are not significantly different at the level of 5%.

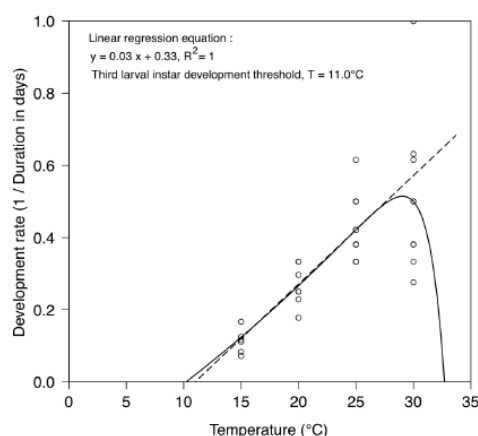


Fig. 4. Development rate of *C. janthina* 3rd larval instar estimated by the Logan model corrected by Lactin

The day degree (DD) requirements to complete L1 to L6 stages and total development until the 6th instar were 47, 31, 33, 36, 35, 72 and 254 DD, respectively.

A mathematical model was used to describe the effect of temperature on the development of the 3rd larval instar. This nonlinear model is based on Logan model (Logan *et al.*, 1976), corrected by Lactin (Lactin *et al.*, 1995):

$$r(T) = e^{\rho T} \cdot e^{(\rho T_L(T_L - T)/\Delta T)} + \lambda, \text{ where,}$$

$r(T)$ = mean developmental rate at $T(^{\circ}\text{C})$, T_L = lethal temperature ($^{\circ}\text{C}$), ρ = rate of increase at optimal temperature, ΔT = difference between development at lethal and optimal temperatures and λ = parameter that makes the curve intercept the x-axis, allowing development threshold estimation.

This model allowed to check the lower temperature threshold and to found the optimum development temperature, the upper

developmental threshold and the lethal temperature of the 3rd instar. Parameters were $T_L = 34.15^{\circ}\text{C}$, $\rho = 0.02$, $\Delta T = 1.38$ and $\lambda = -1.23$. This model allowed finding the optimum development temperature, the upper developmental threshold and the lethal temperature of the 3rd instar. There were 29.0°C , 32.7°C and 34.2°C , respectively (Figure 4). A linear relationship between 3rd larval instar survival and temperatures in the range of 15 – 25°C was used to estimate the lower temperature threshold for development (according to this study data) and was 11.0°C .

Discussion

Variation and mean width of head capsule of larval instars

The number of instars in Argidae family is variable and dependent on temperature, on sex, on density and on variation within standardized rearing conditions (Esperk *et al.*, 2007). As stated by many authors, the more sclerotized structures (as the cephalic capsule) grow with gaps between moultings (Strixino & Trivinho-Strixino, 1985), while the less sclerotized structures (as the abdominal segments) show continuous growth. As regards Lepidoptera, head capsule width is based on Dyar's rule, which states that head widths in successive instars follow a regular geometric progression (Dyar, 1890). *C. janthina* head capsule widths follow a linear progression as others Argidae. The equation of the linear regression of the relationship between mean head capsule width (h.c.w.) and instar is:

$$h.c.w. = 0.27 \times [\text{instar}] + 0.29 \quad (R^2=0.99) \text{ for } Arge \text{ pagana} \text{ (Petre } et al., 2007)$$

$$h.c.w. = 0.29 \times [\text{instar}] + 0.38 \quad (R^2=0.99) \text{ for } C. \text{ janthina}$$

$h.c.w. = 0.41 \times [instar] + 0.69$ ($R^2=0.99$) for *Sericoceros mexicanus* (Ciesla, 2002).

Those examples agree with the results found in this study, especially mean widths between *A. pagana* and *C. janthina*, which are close. The range of variations in head capsule width increases logarithmically in successive instars, which indicate a probable effect of environment conditions on the morphology of larvae. The head capsule is a sclerotized structure made up of proteins, essentially. A variation in size during the larval development suggests a difference in leaf quality.

However, the relative high frequency of individuals used in this study (n=1400 larvae) allowed to have a precise range of variation of head capsule width. In the first instars, there is no overlapping, whereas, in the 5th, the 6th and the 7th instars, the extremes are close. During trials to test the method, we noticed that the head capsule grown in size during the sclerotization, which could be a bias on measurement.

Larval consumption of R. alceifolius leaves

The defoliation of *R. alceifolius* thickets in La Réunion by *C. janthina* is more important than it has been predicted before the release of the insect. The exponential relationship between instar and quantity of fed leaves shows that the 3 last instars are the most effective in defoliation. Even if natural mortality is quite high, few individuals are able to defoliate a thicket. In laboratory, dissections of females emerged from cocoon have shown a potential fecundity of 60 eggs. Measurements on the leaves weight per m³ of *R. alceifolius* in the fields (data collected between March and June 2010) shown an average fresh weight of leaves of 1,500 g. The combination of these data indicates that the descendants of one female feed 1m³ of *R. alceifolius* in less than 3 months. These results on leaves consumption will be also helpful for the establishment of a model of the dynamic of *C. janthina* in La Réunion.

In this experiment, plants were grown with a standard fertilizer (16-8-8 NPK). This fertilization could have an influence on biological parameters of *C. janthina*. Nitrogen is an important nutrient for insects, particularly in reproduction. Since most plants contain an average of 2% nitrogen, while insects contain up to 7% (Dale, 1988), insects have to successfully locate high nitrogen sources in a host plant and efficiently ingest and

utilize them. Insects can compensate for low host foliar nitrogen by increasing their nitrogenous utilization efficiency (Williams et al., 1998), or by increasing their ingestion rate (Auerbach & Strong, 1981).

The quality of the host plant can also influence insect size, with fertilised plants producing significantly larger insect stages compared to unfertilised or underfertilised plants. A high level of nitrogen in the diet can increase larval, pupal and adult body size, larval growth, survival rates and reproductive success (Brewer et al., 1985).

Otherwise, leaf consumption experiments are often conducted considering the leaf dry weight, in order to avoid bias due to water potency variations (Hill, 1986).

Life Table, Survivorship, Length of development of larval instars

No previous work has been published on the development of *C. janthina* at different temperatures.

The survivorship of the different larval instars is a parameter that is hard to estimate. Due to just one replication of the experiment, we had not an average survivorship. Furthermore, mortality was quite high for the 1st instar relatively to the others. These deaths are essentially due to accidental damage. L1 are fragile and hard to manipulate (range of body length is 2-4mm). Rearing conditions could have also affected the mortality rate. A high relative humidity (> 85%) involves condensing and the formation of water droplets, which can be a trap for young larvae. Furthermore, use for Nipagine was necessary to stop the development of moults on the filter paper and particularly of a *Beauveria* sp. (Clavicipitaceae) fungus. This insect pathogen was present in all places that *C. janthina* has colonized in La Réunion, especially on dead adults but also on some dead or alive larvae.

Linear regressions of developmental rate against temperature for all instars show that most of the correlation coefficients are close to one, indicating a strong linearity of the model between 15 and 25°C. The temperature summation model is thus a convenient means for estimating development times of the instars over the range of temperatures studied. As the upper developmental thresholds have not been precisely investigated, it would have been

interesting to study development at temperatures ranging from 25 to 35°C in more detail to establish whether the larva exhibit distinct temperature preferences. The Logan model predicts with high accuracy the upper developmental threshold and the lethal temperature of the 3rd instar. A generalization of this model could accurate these thermal thresholds.

While the lower threshold is close to 15°C, the mortality was not as high as at 30°C. In La Réunion, *R. alceifolius* grows to 1,600m, where mean temperatures are under this threshold. These results could be correlated with the altitudinal limit of *C. janthina* development.

Furthermore, this study shows that *C. janthina* has a high development rate at 30°C but with a high mortality. At low temperatures (20-25°C), the developmental time is longer with a better survivorship. These results were unexpected, regarding to the development of others insects growing on La Réunion (Delatte *et al.*, 2008; 2009; Duyck & Quilici, 2002).

Practical implications

Until now, *C. janthina* could not be reared in laboratory conditions without a high mortality. Furthermore, we never managed to do *C. janthina* adults mating in quarantine conditions. The present work provides information on the rearing of *C. janthina* whose thermal requirements were unknown. These results show that keeping a high relative humidity is necessary to maintain the rearing and that temperatures have to be control to not reach 30°C, which is a standard temperature in tropical insects rearing rooms.

These data combined with results of other studies on the *C. janthina* spatiotemporal dynamic conducted on Réunion Island the last year, should be useful in the construction of computer simulation models of *C. janthina* population dynamic that will enable better monitoring and management of this insect at high altitude, where there will be a balance between *C. janthina* and *R. alceifolius*.

Acknowledgements

The author wish to thank S. Glénac, J. Payet and C. Schmidt for their assistance in the collect of biological materials in fields, F. Chiroleu for assistance in statistics, H. Delatte, S. Quilici and B. Reynaud for their support and T. François for checking daily for 2 months the emergence of 2 pupae at 15°C, which never emerged, after my departure.

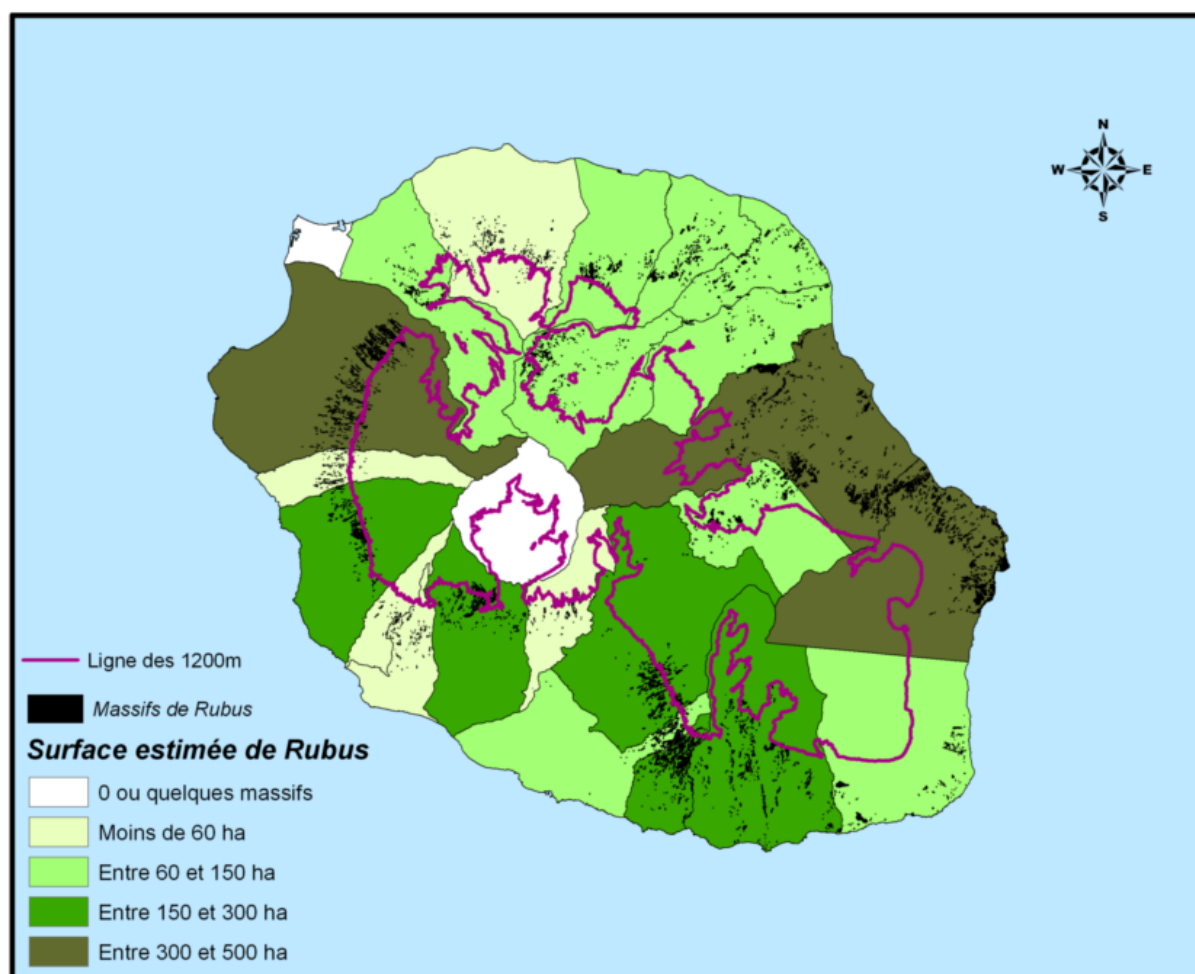
References

- Adachi, I.** (1981) Comparison of the effects of larval aggregation between gregarious and solitary species of sawflies, *Arge nigrinodosa* Motschulsky and *Arge nipponensis* Rohwer (Hymenoptera: Argidae). *Applied Entomology and Zoology* **16**, 477-486.
- Amsellem, L., Noyer, J.L., Le Bourgeois, T., Hossaert-McKey, M.** (2000) Comparison of genetic diversity of the invasive weed *Rubus alceifolius* Poir. (Rosaceae) in its native range and in areas of introduction, using amplified fragment length polymorphism (AFLP) markers. *Molecular Ecology* **9**, 443-455.
- Amsellem, L., Noyer, J.L. & Hossaert-Mickey, M.** (2001) Evidence for a switch in the reproductive biology of *Rubus alceifolius* (Rosaceae) towards apomixes, between its native range and its area of introduction. *American Journal of Botany* **88**, 2243-2251.
- Amsellem L., Chevallier M.H. & Hossaert-McKey M.** (2001) Ploidy level of the invasive weed *Rubus alceifolius* (Rosaceae) between its native range and area of introduction. *Plant Systematics and Evolution* **228**, 071-179.
- Arnold, C.Y.** (1959) The determination and significance of the base temperature in a linear heat unit system. *Proceedings of the American Society for Horticulture Science* **74**, 430-455.
- Auerbach, M.J. & Strong, D.R.** (1981) Nutritional ecology of *Heliconia* herbivores: experiments with plant fertilization and alternative hosts. *Ecological Monographs* **51**, 63-83.
- Baret S.** (2002) *Mécanismes d'invasion de Rubus alceifolius à l'île de La Réunion. Interaction entre facteurs écologiques et perturbations naturelles et anthropiques dans la dynamique*

- d'invasion. Faculté des Sciences. Université de la Réunion, Saint Denis, Réunion, p. 220.
- Baret, S., Nicolini, E., Le Bourgeois, T. & Strasberg, D.** (2003a) Development patterns of the invasive bramble (*Rubus alceifolius* Poir., Rosaceae) in Réunion Island: an architectural and morphometric analysis. *Annals of Botany* **91**(1), 39–48.
- Baret, S., Nicolini, E., Humeau, L., Le Bourgeois, T., & Strasberg, D.** (2003b) Use of architectural and morphometric analysis to predict the flowering pattern of the invasive *Rubus* on Réunion island. *Canadian Journal of Botany* **81**, 1293–1301.
- Baret, S., Maurice, S., Le Bourgeois, T., & Strasberg, D.** (2004) Altitudinal variation in fertility and vegetative growth in the invasive plant *Rubus alceifolius* Poir (Rosaceae), on Réunion island. *Plant Ecology* **172**(2), 265–273.
- Baret, S., Radjasegarane, S., Le Bourgeois, T., & Strasberg, D.** (2005) Does the growth rate of different reproductive modes of an introduced plant cause invasiveness? *International Journal of Botany* **1**(1), 5–11.
- Baret, S., Le Bourgeois, T., Rivière, J.N., Pailler, T., Sarraillh, J.M. & Strasberg, D.** (2007) Can species richness be maintained in logged endemic *Acacia heterophylla* forest (Réunion Island, Indian Ocean)? *Revue d'écologie* **62**, 273–284.
- Baret S., Cournac L., Thébaud C., Edwards P., & Strasberg D.** (2008) Effects of canopy gap size on recruitment and invasion of the non-indigenous *Rubus alceifolius* in lowland tropical rain forest on Réunion. *Journal of Tropical Ecology* **24**, 337–345.
- Brewer, J.W., Capinera, J.L., Deshon, R.E. Jr. & Walmsley, M.L.** (1985) Influence of foliar nitrogen levels on survival, development and reproduction of western spruce budworm, *Choristoneura occidentalis* (Lepidoptera: Tortricidae). *Canadian Entomologist* **117**, 23–32.
- Bruzzese, E.** (1980) The phytophagous insect fauna of *Rubus* spp. (Rosaceae) in Victoria, a study on the biological control of Blackberry (*Rubus fruticosus* L. agg.). *Journal of Australian entomological Society* **19**, 1–6.
- Bruzzese, E.** (1982) The host specificity of *Hartigia albomaculatus* (Hym. : Cephidae) and its potential effectiveness in the biological control of European Blackberry. *BioControl* **27**, 335–342.
- Ciesla, W.M.** (2002) Observations on the life history and habits of a tropical sawfly, *Sericoceros mexicanus* (Kirby), (Hymenoptera: Argidae) on Roatán Island, Honduras. *The Forestry Chronicle* Vol. 78, No. 4, 515–521. Canadian Institute of Forestry, Canada.
- Dale, D.** (1988) Plant-mediated effects of soil mineral stresses on insects. *Plant Stress–Insect Interactions* (ed. EA Heinrichs), pp. 35–110. John Wiley & Sons, USA.
- Davis, C.J.** (1970) Recent introductions for biological control in Hawaii. *Proceedings of the Hawaiian Entomological Society* **20**, 521–525.
- Delatte, H., Duyck, P.F., Triboire, A., David, P., Becker, N., Bonato, O. & Reynaud, B.** (2008) Bioecology of the invasive B biotype compared to the indigenous Ms biotype of *Bemisia tabaci* in La Réunion. *Biological Invasions* **10**, DOI 10.1007/s10530-008-9328-9.
- Delatte, H., Gimonneau, G., Triboire, A. and Fontenille, D.** (2009) Influence of temperature on immature development, survival, longevity, fecundity and gonotrophic cycles of *Aedes albopictus* (Skuse), vector of chikungunya and dengue in the Indian Ocean. *Journal of Medical Entomology* **46**, 33–41.
- Duyck, P.F. & Quilici, S.** (2002) Survival and development of different life stages of three *Ceratitis* spp. (Diptera: Tephritidae) reared at five constant temperatures. *Bulletin of Entomological Research* **92**, 461–469.
- Dyar, H.G.** (1890). The number of molts of lepidopterous larvae. *Psyche* **5**, 420–422.
- Esperk, T., Tammaru, T. & Nylin, S.** (2007) Intraspecific variability in number of larval instars in insects. *Journal of Economic Entomology*. 100(3), 627–645.
- Fletcher, B.S.** (1989) Temperature-development rate relationships of the immature stages and adults of tephritid fruit flies. pp. 273–289 in Robinson, A.S. & Hooper, G. (Eds) *Fruit flies, their biology, natural enemies and control*. *World Crop Pests* **3B**. Amsterdam, Elsevier.
- Gardner, E.D., Hodges, C.S., Killgore, E. & Anderson, R.C.** (1997) An evaluation of the rust fungus *Gymnoconia nitens* as a potential biological agent for alien *Rubus* species in Hawaii. *Biological Control* **10**, 151–158.
- Hill, M.G.** (1986) Effects of *Cotesia ruficrus* (Braconidae: Hymenoptera) parasitism and

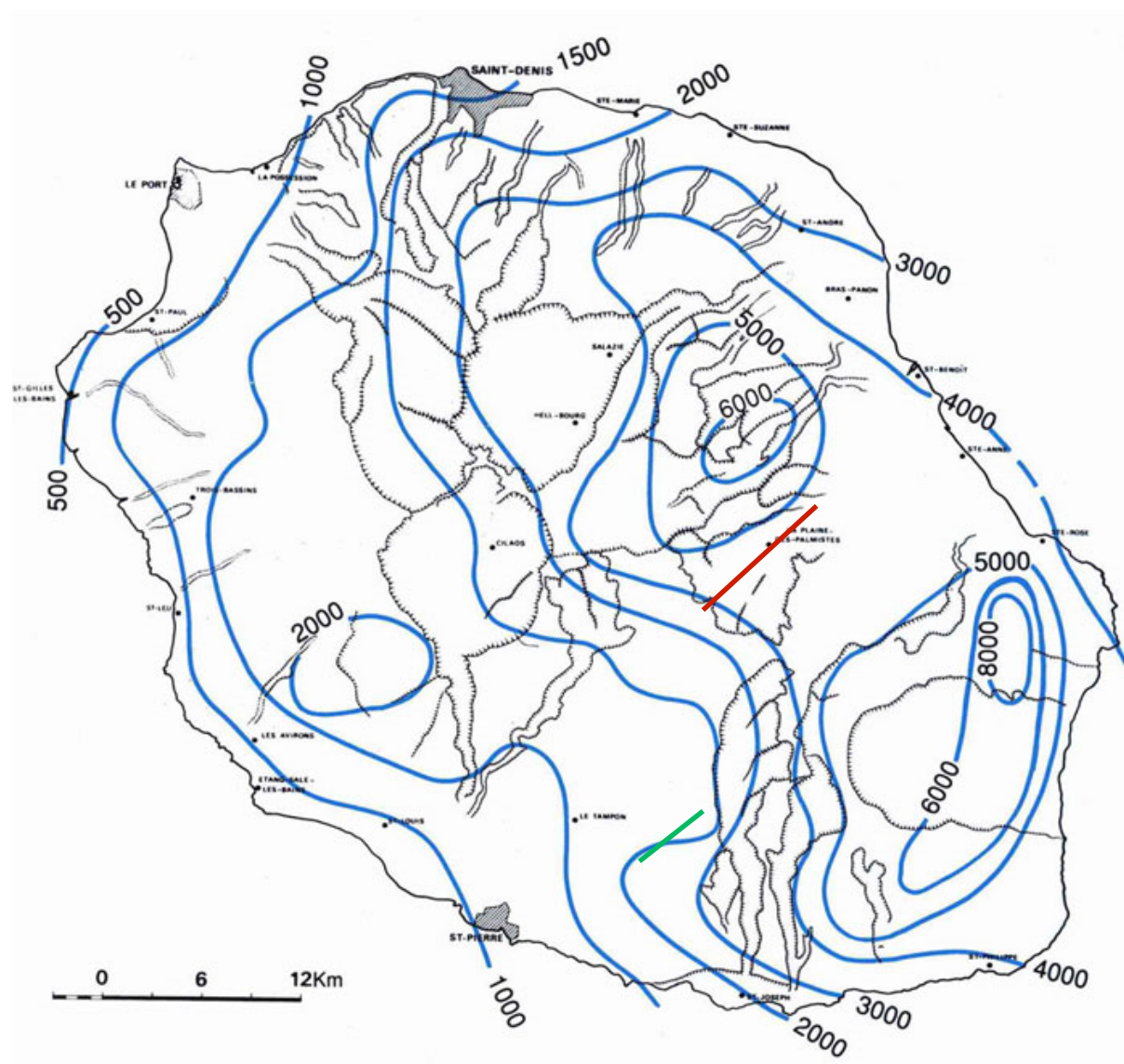
- rearing density on *Mythimna separata* (Noctuidae: Lepidoptera) food consumption, and implications for biological control. *New Zealand Journal of Agricultural Research* **29**, 281-288.
- Johnston, P.R.** (1990) Potential of fungi for the biological control of some New Zealand weeds. *New Zealand Journal of Agricultural Research* **33**, 1-14.
- Klug, J.C.F.** (1834) Übersicht der Tenthredinetae der Sammlung. *Jahrbücher der Insektenkunde* **1**, 233-253.
- Konow, F.W.** (1898) Einige neue Chalastogastra-Gattungen und Arten. *Entomologische Nachrichten* **25**, 73-79.
- Lactin, D.J., Holliday, N.J., Johnson, D.L. & Craigen, R.** (1995) Improved rate model of temperature-dependent development by arthropods. *Environmental Entomology* **24**, 68-75.
- Lavergne, R.** (1978) Les pestes végétales de l'île de la Réunion. *Info Nature* **16**, 9-60.
- Le Bourgeois, T., Desmier de Chenon, R., Jolivet, P., Sommartya, P. & Napompeth, B.** Potential biological agents of the giant bramble (*Rubus alceifolius*, Rosaceae), an invasive species of La Réunion Island.
- Logan, J.A., Wollkind, D.J., Hoyt, S.C. & Tanigoshi, L.K.** (1976) An analytic model for description of temperature dependent rate phenomena in arthropods. *Environmental Entomology* **5**, 1133-1140.
- Macdonald, I.A.W., Thébaud, C., Strahm, W.A. & Strasberg, D.** (1991) Effects of alien plant invasions on native vegetation remnants on La Réunion (Mascarene Islands, Indian Ocean). *Environmental Conservation* **18**(1), 51-61.
- Nagata, R.F. & Markin, G.P.** (1986) Status of insects introduced into Hawaii for the biological control of the wild blackberry *Rubus argutus* Link., *Proceedings of the 6th Conference in Natural Sciences*. University of Hawaii, Manoa, Hawaii pp 53-64.
- Oehrens, E. & Gonzales S.M.** (1977) Dispersión, ciclo biológico y danos causados por *Phragmidium violaceum* (Schultz) Winter en zaramora (*Rubus constrictus* Ldr. and M. y *R. ulmifolius* Schott.) en las zonas centro-sur y sur de Chile. *Agro Sur* **5**, 73-85.
- Petre, C.A., Detrain, C. & Boevé, J.L.** (2007) Anti-predator defence mechanisms in sawfly larvae of *Arge* (Hymenoptera, Argidae). *Journal of Insect Physiology* **53**, 668-675.
- R Development Core Team.** (2004) R: a language and environment for statistical computing. Computer program. R Development Core Team, Vienna, Austria.
- Rijn, P.C.J.v., Mollema, C. & Steehuis-Broers, C.E.** (1995) Comparative life history studies of *Frankliniella occidentalis* and *Thrips tabaci* (Thysanoptera: Thripidae) on cucumber. *Bulletin of Entomological Research* **85**, 285-297.
- Saini, M.S. & Thind, A.S.** (1989) Revision of Genus *Cibdela* Konow from India (Insecta, Hymenoptera, Symphyta : Argidae). *Reichenbachia Staatliches Museum für Tierkunde Dresden* **26**, 135-139.
- Strixino, G. & Trivinho-Strixino, S.** (1985) A temperature e o desenvolvimento larval de *Chironomus sancticaroli* (Diptera: Chironomidae). *Revista Brasileira de Zoologia* **3**, 177-180.
- Williams, R.S., Lincoln, D.R. & Norby, R.J.** (1998) Leaf age effects of elevated CO₂-grown white oak leaves on spring-feeding lepidopterans. *Global Change Biology* **4**, 235-246.

ANNEXE 2. Surface estimée de *Rubus alceifolius* par commune avant lutte biologique



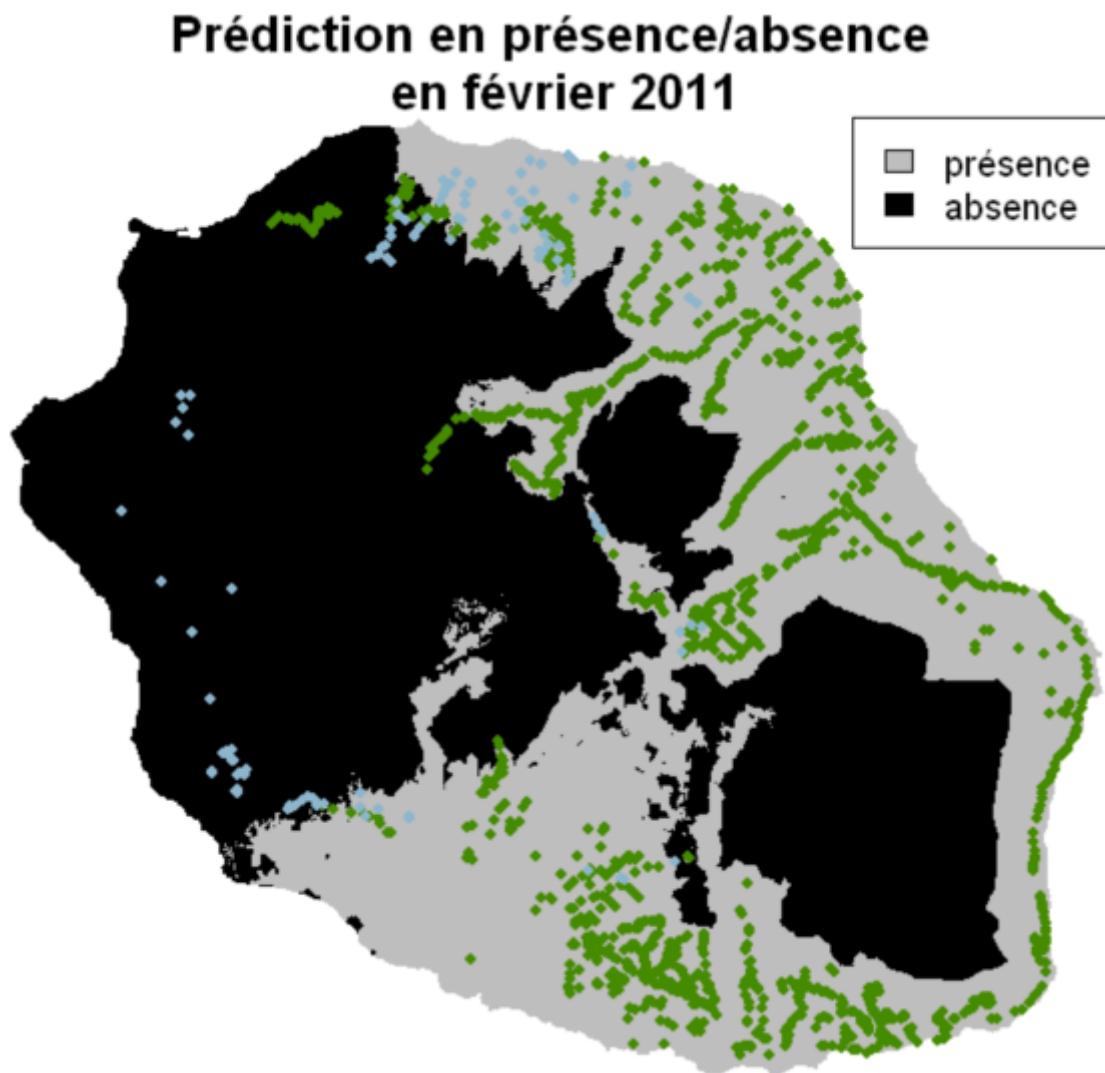
Source : Cirad, 2010

ANNEXE 3. Carte des précipitations annuelles en mm à La Réunion (d'après Raunet, 1991).



Trait rouge : transect Est ; trait vert : transect Est

ANNEXE 4. Résultats du modèle de dispersion spatiale de *Cibdela janthina* (Chiroleu *et al.*, non publié)



Les relevés sur la présence des adultes de *Cibdela janthina* sur le terrain en février 2011 correspondent aux points verts (présence) et bleus (absence). La prédiction donnée par le modèle sur la présence/absence de *Cibdela janthina* correspond aux zones grises (présence) et noires (absence).